VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Ф. Н. ПРАВДИН • Л. Л. МИЩЕНКО

Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии





ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА

Ф. Н. ПРАВДИН, Л. Л. МИЩЕНКО

ФОРМИРОВАНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН НАСЕКОМЫХ В СРЕДНЕЙ АЗИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1980

УДК 595.70

Ф. Н. Правдин, Л. Л. Мищенко. **Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии.** М.: Наука, 1980.

В книге содержится эколого—географический анализ всего родового и видового состава прямокрылых насекомых фауны Средней Азии. Выявлены генетические связи этой фауны и исторические причины проникновения древних зоогеографических элементов на изучаемую территорию. Установлены источники и пути формирования основных экологических и фаунистических комплексов равнин, а также закономерности становления и эволюции экофаун в горах Средней Азии.

Книга рассчитана на широкий круг естествоиспытателей.

Рис. 57, табл. 15, библ. 606 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук

И.Х. ШАРОВА

Федор Николаевич Правдин, Лев Леонидович Мищенко

ФОРМИРОВАНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН НАСЕКОМЫХ В СРЕДНЕЙ АЗИИ

Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова Академии наук СССР

Редактор издательства *Д.В. Петрова.* Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Н.М. Петракова*

ИБ № 17411

Подписано к печати 22.09.80. Т — 14056. Формат 60 х 90 1/16. Бумага офсетная № 2
Печать офсетная. Усл.печ.л. 9,8. Уч.-изд.л. 13,0. Тираж 850 экз. Тип. зак. 5956
Цена 2 руб.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90;
Производственно-издательский комбинат ВИНИТИ, Люберцы, Октябрьский просп., 403

П $\frac{21008-430}{055(02)-80}$ 523–80, кн.2. 2005000000 © Издательство Наука, 1980 г.

ВВЕДЕНИЕ

Термин экологическая фауна, или экофауна, был предложен в 1938 г. Б.П. Уваровым, сделавшим попытку дать всесторонний анализ фауны саранчовых, обитающих в зоне пустынь Палеарктики. Этот анализ предусматривал не только географическое распространение и экологические группировки, но также и историческое развитие саранчового населения на огромной территории современных пустынь, протянувшихся от берегов Атлантического океана на восток до Центральной Азии (Uvarov, 1938). Автор подчеркивал, что в основе динамической географии должна лежать не статистика таксономических единиц, найденных в границах данного региона, а изучение естественных групп организмов — экофаун. Под этим термином Б.П. Уваров понимал всю совокупность животных, связанных с определенным типом местообитаний.

В пределах зоны пустынь Палеарктики автор выделил 4 экофауны: собственно пустынную (Deserticolous Ecofauna), связанную с широкими открытыми пространствами, с преобладанием участков, лишенных растительности; наскальную (Saxicolous Ecofauna), тяготеющую к каменисто-щебнистым местообитаниям по склонам гор и в подгорных равнинах; кустарниковую (Arbusticolous Ecofauna), распределение которой зависит от наличия ксерофильных кустарников и невысоких деревьев, и травянистую (Graminicolous Ecofauna), обитающую в густых травянистых, преимущественно-злаковых, растительных ассоциациях.

Для каждой из этих экофаун были показаны вероятные пути их исторического развития; при этом обращалось внимание на морфологические особенности, отражающие специфику окружающих экологических условий. Это последнее обстоятельство послужило толчком к разработке ортоптерологами учения о жизненных формах у ортоптероидных насекомых (Бей-Биенко, 1948б; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Правдин, 1978; Стебаев, 1970; Черняховский, 1968, 1970, 1974).

В своем последнем обобщающем труде по саранчовым, второй том которого вышел из печати уже после смерти автора (Uvarov, 1977), Б.П. Уваров показал, что при изучении акридофауны на любом континенте необходимо знать ее распределение по ландшафтным зонам ("life zone" американских исследователей), экологическое распределение ее экофаун и сочетание жизненных форм в естественных группировках.

Большое значение экологии как для понимания современного распространения животного и растительного мира, так и для палеонтологических исследований не вызывает никаких сомнений. Совершенно ясно, что история жизни геологического прошлого не может быть понята без изучения той обстановки, в которой эта жизнь развивалась. Правильно же восстановить эту обстановку возможно, лишь зная современное распространение и современную экологию изучаемой группы организмов, так как географическое распространение и экология тесно связаны с динамикой земной поверхности и с эволюцией ее климатических зон. Кроме того, нет основа-

ния предполагать, что в прошлые геологические эпохи с момента существования наземной фауны и флоры связи между живыми организмами и средой были существенно иными, чем в настоящее время. Так, обширные полеоботанические данные говорят о том, что по крайней мере для третичного периода отношения наземной растительности к внешним условиям не претерпели таких изменений, которые бы затрудняли сравнение ее с современными экологическими типами (Криштофович, 1930; Коровин, 1934а, б, 1961; Ильинский, 1937). Поэтому современные закономерности возможно переносить на экологические условия третичного периода без риска впасть в большую ошибку.

Отсюда очевидно, что изучению становления и эволюции экофаун в любом регионе должны предшествовать геологические исследования и изучение растительного покрова. Таким регионом несомненно является Средняя Азия, на территории которой нами проводились многолетние исследования насекомых ортоптероидного комплекса. Проблема происхождения фауны Средней Азии неоднократно обсуждалась зоологами различных специальностей. Обзор исследований по зоогеографии Средней Азии дан в монографии О.Л. Крыжановского (1965), посвященной выяснению состава и происхождения наземной фауны Средней Азии. В указанной монографии анализируется распространение в данном регионе жесткокрылых, но для сравнения привлечены и другие группы насекомых (прямокрылые, перепончатокрылые) и позвоночные (ящерицы, грызуны).

В результате зоогеографического анализа — выявлен большой процент среднеазиатских эндемиков не только видового и родового ранга; имеются эндемические таксоны и более высокого порядка — трибы, подсемейства и даже семейства. Это свидетельствует о том, что Средняя Азия являлась одним из древних очагов формирования фауны в целом (Крыжановский, 1965).

О самобытности горной фауны среднеазиатских саранчовых и о путях ее формирования впервые писал Уваров (1927; Uvarov, 1928 c), но его выводы носили предварительный характер, так как в то время с территории Средней Азии было известно всего только около 200 видов саранчовых.

За истекшие 50 лет наши знания по систематике, зоогеографии и экологии не только саранчовых, но и всех остальных прямокрылых неизмеримо ушли вперед. Среднеазиатские прямокрылые в настоящее время — одна из наиболее всесторонне изученных групп насекомых (Правдин, 1978). Это обстоятельство дает основание считать, что отряд Orthoptera представляет собой крайне удачный объект для решения проблемы формирования и эволюции экофаун на территории Средней Азии.

Исходя из всего вышесказанного, мы поставили перед собой следующие задачи.

1. Проследить историю изучения фауны прямокрылых насекомых Средней Азии и выявить степень ее изученности.

2. Изучить ареалы всех видов и родов прямокрылых, зарегистрированных на территории Средней Азии. Разработать классификацию ареалов родов и видов и выяснить их генетические связи. Выявить основные пути проникновения различных зоогеографических элементов. Определить эколого-географическую локализацию эндемичных родов и проследить их внутривидовую дифференциацию.

3. Проследить формирование и эволюцию фауны равнин Средней Азии и ее основных экофаун (экофауна тугаев, экофауны песчаной, каменис-

той, глинистой и солончаковой пустыни). Выявить направления современного процесса на равнинах Средней Азии.

4. Проследить формировние и эволюцию фауны гор Средней Азии и ее основных экофаун (экофауны каменисто-щебнистых склонов, горных пустынь, горных степей и ландшафтов высокогорий). Уточнить направления современного эволюционного процесса в горах Средней Азии.

В связи с указанными задачами наша монография соответственно делится на 4 главы.

Границы Средней Азии, специфика ее природных условий, экологические характеристики ортоптероидных группировок, входящих в состав анализируемых экофаун, а также характеристики жизненных форм среднеазиатских прямокрылых читатель найдет в специальном труде по экологической географии ортоптероидных насекомых Средней Азии (Правдин, 1978)

ГЛАВА I

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Первые литературные сведения, имеющие частичное отношение к фауне прямокрылых Средней Азии, появляются в середине прошлого века. Это работы М. Китары (Kittary, 1849) и Э.А. Эверсмана (Eversmann, 1859); обе они посвящены так называемым "Киргизским степям", т.е. обширной неоднородной территории, простирающейся от предгорий Урала до Аральского моря. В первой из них отсутствуют сведения о нахождении приводимых в фаунистическом списке видов в географических пунктах, граничащих со Средней Азией. В работе Э.А. Эверсмана в качестве основных мест сбора приводятся пункты, лежащие далеко за пределами Средней Азии, такие как Казань, Оренбург, Саратов; сравнительно редко указывается район Аральского моря.

Непосредственное изучение фауны прямокрылых Средней Азии начинается позднее, примерно сто лет тому назад. За это время характер изучения указанной фауны менялся в зависимости от задач, возникавших перед ортоптерологами в процессе их работы. В этой связи можно выделить два периода ортоптерологических исследований в Средней Азии — систематико-фаунистический и эколого-географический.

Систематико-фаунистический период ортоптерологических исследований в Средней Азии

Систематико-фаунистический период начинается в 70-х годах прошлого века. Ему предшествует включение в состав России Туркестанского края с административным центром в Ташкенте. В связи с этим возникла необходимость построения железных дорог, связывающих новый административный центр с основной территорией государства. К 1895 г. была построена закаспийская железная дорога, а к 1906 г. закончилось строительство оренбургской железной дороги (Соколов, 1965) В результате сформировались железнодорожные магистрали, создававшие возможность быстрого передвижения по обширным пространствам Средней Азии.

В 1868 г. в Ташкент направляется экспедиция Московского университета для изучения естественных богатств края. Во главе экспедиции становится известный ботаник А.П. Федченко. При активном содействии крупнейших естествоиспытателей того времени — Н.А. Северцова, А.П. Федченко, И.В. Мушкетова, Л.С. Берга, Н.А. Зарудного в Ташкенте формируется центр, который направляет экспедиционные исследования природы Туркестанского края.

Основные поездки А.П. Федченко относятся к 1869—1871 годам. В начале работы были совершены выезды в Самарканд для изучения Зеравшанской долины и восточной части Кызылкума. В 1871 г. А.П. Федченко и его жена О.А. Федченко совершили свои основные горные маршруты, которые прошли через Ферганскую долину, Туркестанский хребет до

ледника Щуровского, Алайский хребет и Алайскую долину (Федченко, 1875)

Экспедиция собрала уникальные зоологические коллекции, для обработки которых были привлечены крупнейшие специалисты. Материалы по ортоптероидным несекомым были отосланы в Женеву Г Соссюру, которым полностью обработаны таракановые, богомоловые, привиденьевые, эмбии, а из прямокрылых — кузнечики и сверчки (Соссюр, 1874; Saussure, 1876–1877). Из саранчовых он определил только Oedipodinae (Saussure, 1884); остальные группы после смерти Соссюра вернулись в Московский университет необработанными.

Отрывочность определенных материалов и включение в свой очерк по прямокрылым Туркестана литературных данных по "Киргизским степям" привели Соссюра к очень расплывчатому выводу: "В коротких словах, ортоптерологическая фауна Туркестана представляет очень странное видоизменение европейской фауны; она в особенности сходна с фауной Южной России и заключает в себе большое количество западноевропейских видов. Она отличается не столько формами, ей исключительно свойственными, сколько совместным нахождением видов, которые в других странах вместе не встречаются. Эту фауну можно назвать фауной азиатских степей, причленяя к ним и каспийские и южно-сибирские и аральские степи; к ним вероятно можно будет причислить и малоазиатские степи" (Соссюр, 1874).

В 1886 г. на южной окраине Каракумов зоологические сборы проводились под руководством директора Кавказского музея Г.И. Радде; ортоптерологический материал, собранный экспедицией, был отослан для определения в Вену И. Редтенбахеру (Redtenbacher, 1889). До этого с территории, которую обследовала экспедиция Г.И. Радде, определенные сборы имелись только из района Красноводска (Becker, 1878).

Небольшие фаунистические списки насекомых были опубликованы Н.Н. Зубовским (Zubovsky, 1896) и К. Бранчиком (Brancsik,1900). Первый из них обработал сборы П.А. Варенцова из Копетдага и Больших Балханов, а также из окрестностей Ашхабада и некоторых других географических точек Туркмении; второй изучил небольшую коллекцию О.В. Розена из южной Туркмении, Ирана и Афганистана.

К тому времени, когда была опубликована указанная работа Н.Н. Зубовского, изучение ортоптероидных насекомых стало первоочередной задачей в Средней Азии, что было связано с нуждами сельского хозяйства. Не случайно в это время в широкой печати появляются специальные статьи, имеющие целью привлечь внимание общественности к саранчовой проблеме.

Еще в 1874 г. А. Кушакевич публикует в издаваемых в Ташкенте "Туркестанских ведомостях" (№ 8) Заметки о саранче. С каждым годом публикаций, посвященных вредным саранчовым и противосаранчовым истребительным мероприятиям, становится все больше. В ряде случаев информация о вреде, наносимым саранчой, публикуемая в газетах и журналах, носит очень тревожный характер. Об этом говорят сами заголовки статей: Саранча побеждает (Туркестанские ведомости, 1900, № 37), Грядущая беда Туркестана (Закаспийское обозрение, 1901, № 157) Возникают практические задачи по выяснению состава саранчового населения и его распределения по территории Средней Азии. В решение этих задач начинают включаться специалисты, изучающие вредных саранчовых и разрабатывающие меры борьбы с ними.

Так, И.В. Ингеницкий (1897), изучая вредных насекомых Семиречья, собрал коллекцию саранчовых, которая была передана для определения

Н.Н Зубовскому. В результате впервые был составлен список саранчовых, зарегистрированных как на равнинной части Семиречья (низовья р. Или, западный берег оз. Балхаш, оз. Алаколь), так и в горах (Джунгарский Алатау, Заилийский Алатау, Киргизский хребет, Иссыккульская котловина, оз. Сонкёль) (Zubovsky, 1898) В этой работе особый интерес представляет описание нового для того времени рода Conophyma Zub., открытие которого явилось как бы началом в изучении родов и видов прямокрылых, эндемичных для гор Средней Азии. Сам Н.Н. Зубовский в следующей статье описал еще три вида этого рода, а также дал описание нового, эндемичного для пустынь в Средней Азии рода Diexis Zub. (Zubovsky, 1899)

Дополнением к работе Н.Н. Зубовского по саранчовым Семиречья явилась статья Д. Кути, в которой приведен список видов, собранных Алмаши и Штуммером преимущественно в окрестностях Илийска и Пржевальска. Здесь тоже описывался новый вид конофимы под названием Podisma (Pezotettix) almásyi n.sp. (Kuthy, 1905)

В 1905 г. выходит в свет книга Г.Г. Якобсона и В.Л. Бианки Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран, в которой часть, посвященная ортоптероидным насекомым, была написана Г.Г Якобсоном. Это была лучшая для того времени сводка данной группы насекомых в объеме Палеарктики. В результате появления этой книги началось формирование отечественной школы русских ортоптерологов, которые в начале нашего века внесли вклад в изучение фауны прямокрылых и, в первую очередь, саранчовых Средней Азии (Уваров, 1927).

Н.Н. Аделунг (1906), обработав коллекцию, собранную П.П. Сушкиным, опубликовал список ортоптероидных насекомых Тургайской области. Автор обратил внимание на то, что Тургайская область представляет определенный зоогеографический интерес, так как служит промежуточным звеном между европейской и среднеазиатской фаунами прямокрылых. В другой статье Н.Н. Аделунг (Adelung, 1910) описал из Репетека своеобразный род саранчовых – Bufonacridella Ad., единственный вид которого эндемичен для песчаной пустыни Туркмении.

Я.П. Щелкановцев (1907) в результате обработки коллекции, собранной балхашской экспедицией Л.С. Берга, составил список видов ортоптероидных насекомых, найденных на западном берегу оз. Балхаш (с. Минарал) и в низовьях р. Или. В этой работе устанавливается новый род кузнечиков – Bergiella Stshelk., позже переименованный автором в Bergiola Stshelk. (Stshelkanovtzev, 1910), который оказался эндемичным для Средней Азии.

По инициативе П.П. и А.П. Семеновых-Тян-Шанских и отчасти на их деньги рядом квалифицированных коллекторов, таких как А.Г. Якобсон, Я.И. Корольков, В.Н. Шнитников и др., в период с 1902 по 1909 г. в Семиречье была собрана коллекция ортоптероидных насекомых, переданная Н.Ф. Иконникову, которым были обработаны только саранчовые (Иконников, 1911) Остальные ортоптероиды обрабатывались Е.В. Пыльновым (1911). Эти авторы в своих статьях подытожили весь отрывочный материал по данной территории, опубликованный другими исследователями (Ostroumoff, 1881; Zubovsky, 1898, 1899; Kuthy, 1905; Щелкановцев, 1907). В результате ортоптероидная фауна Семиречья оказалась к этому времени наиболее изученной, по сравнению с другими районами Средней Азии.

Сопоставляя список саранчовых, найденных в Семиречье, с таким же списком видов, зарегистрированных Б.П. Уваровым (1910) в низовьях Ура-

ла, Н.Ф. Иконников пришел к выводу, что в обеих областях большинство видов принадлежит к широко распространенным в умеренной Палеарктике видам. Однако северные виды, такие как Psophus stridulus L., хотя и заходят в Уральскую область, вряд ли будут найдены в Семиречье. С другой стороны, с юга как в Семиречье, так и в Уральскую область проникают виды из южного Туркестана; но в Уральской области их меньше и, по-видимому, для некоторых из них здесь проходит северная граница ареалов; южных видов значительно больше в Семиречье, но здесь присутствует также и элемент сибирской фауны. Отсюда возникло предположение о том, что на древнюю фауну саранчовых, более или менее гомогенную от Волги до Семиречья, фауну, примыкающую к средне- и южно-европейской фаунам, с юга надвигалась фауна пустынь, а с северо-востока проник ряд видов, характерный для Западной Сибири и Монголии (Иконников, 1911).

Одновременно со статьей по саранчовым Семиречья, Н.Ф. Иконников публикует результаты изучения той части коллекции Б.П. Федченко, которая после смерти Соссюра вернулась в Московский университет необработанной (Ikonnikov, 1911)

Интересна небольшая статья Е.В. Пыльнова (1914), в которой дается описание нового вида — Tmethis nigrescens Pyln. Этот вид, как выяснилось позже, должен быть отнесен к эндемичному для Средней Азии роду Pezotmethis Uv. (Uvarov, 1943 b)

Из всех работ, проводившихся в предреволюционные годы, наиболее действенными и принципиальными для дальнейшего развития ортоптерологических исследований в Средней Азии были работы Б.П. Уварова, в которых обработке коллекционного материала предшествовали личные сборы и наблюдения за насекомыми в природе.

В 1910 г. Б.П. Уваровым на основе собственного материала, собранного во время поездок 1908 и 1909 гг. и критического анализа литературных данных написан очерк фауны прямокрылых Уральской области. Автор обращает внимание на то, что фаунистические списки, публикуемые в литературе, пока "являются продуктом обработки мертвого материала", тогда как для выяснения особенности фауны необходимо изучение экологических связей видов с определенными стациями (Уваров, 1910).

В следующей статье, имеющей отношение к фауне Туркестанского края, Б.П. Уваров (1911) привел список ортоптероидных насекомых, составленный по коллекционным сборам В.А. Дубянского в восточной части Уральской обасти и прилегающей части Тургайской области.

Четыре работы Б.П. Уварова были непосредственно посвящены фауне Средней Азии (Уваров, 1911, 1912, 1914; Uvarov, 1912). При их написании автор изучил не только собственные сборы, но и богатейшие коллекции, собранные многими естествоиспытателями, работавшими в Средней Азии, и хранящиеся в Зоологическом музее Императорской Академии наук в Петербурге. Особый интерес представляла работа, подводящая итог изучению ортоптероидных насекомых Закаспийского края. В ней дан зоогеографический анализ, из которого видно, что из 116 видов, известных с изучаемой территории, 43 (37%) обитают исключительно в Туранской провинции (Uvarov, 1912)

После Великой Октябрьской революции проблема борьбы с саранчовыми становится одной из важнейших проблем народного хозяйства страны. Государственными органами развертывается сложная система работ, в которой сочетаются научные исследования с планированием практических мероприятий. Для решения этой проблемы привлекается большой коллек-

тив энтомологов. Перед ними ставятся задачи всестороннего изучения саранчовых с целью выявления мест локализации вредных видов и разработки методов предупреждения их массового размножения.

Для республик Средней Азии, где прямокрылые являются одним из важнейших элементов фауны насекомых, решение указанной проблемы имело особое значение. Полевые работы в различных оазисах и в предгорных районах Средней Азии свидетельствовали об огромном разнообразии и специфичности видового состава, который уже не поддавался определению по определительным таблицам Г.Г. Якобсона. В этой связи Узбекская опытная станция защиты растений (Ташкент) предложила Б.П. Уварову составить специальный опредитель саранчовых Средней Азии.

Для написания такого определителя необходимо было произвести предварительную ревизию многих родов и видов на основе критической обработки большого коллекционного материала. В процессе этой работы в качестве предварительных материалов была опубликована серия оригинальных статей, в которых излагались результаты ревизии отдельных родов и описания новых видов среднеазиатских прямокрылых (Uvarov, 1925a, b, c; 1926a, b, c, d; 1927; 1928a, b).

В результате этой работы Б.П. Уваров опубликовал книгу "Саранчовые Средней Азии", в которой были определительные таблицы для 71 рода со 197 видами и подвидами; по сравнению с определительными таблицами Г.Г Якобсона произошло увеличение на 22 рода и 81 вид и подвид (Уваров, 1927). Однако ценность книги заключалась не только в том, что она была руководством к определению; она представляла собой оригинальную монографию по саранчовым Средней Азии, в которой были специальные главы по экологии и географическому распространению. На основании приводимых в ней сведений автор впервые предпринял попытку проследить в общих чертах "картину тех изменений, которые претерпела фауна в своем геологическом прошлом" (Уваров, 1927). В книге показано, что исходная фауна саранчовых носила тропический характер, близкий к современной тропической фауне Индии; реликты этой фауны можно находить в тугаях. Современное состояние фауны среднеазиатских саранчовых является результатом влияния таких исторических факторов, как горообразовательный процесс, изменение климата страны в направлении большей сухости, повлекшее образование пустынь, а также климатические изменения, связанные с колебанием границ оледенения.

В 1928 г. была организована совместная советско-немецкая памирская экспедиция, в составе которой принимали участие и энтомологи. До этого по Памиру была опубликована всего только одна работа Сергея П. Тарбинского, в которой описывались небольшие сборы ортоптероидов, сделанные проф. Н.В. Богоявленским в 1895, 1898 и 1901 гг. и хранившиеся в зоологическом музее Московского университета (Tarbinsky, 1926).

Памирская экспедиция 1928 г. начала свою работу с Ферганской долины и от г. Ош через с. Гульча пересекла Алайский хребет и Алайскую долину, проникла в Северный Памир (оз. Каракуль) и, двигаясь по Мургабу, дошла на юге Восточного Памира до оз. Зоркуль; затем по долинам Западного Памира экспедиция достигла Каратегинского хребта (Reinig, 1930). Ортоптерологические сборы советских участников экспедиции (Н.П. Горбунова, А.Н. Рейхардта и др.) были обработаны в Зоологическом институте АН СССР Э.Ф. Мирам; материалы же немецких коллег обрабатывались В. Рамме (Miram, 1931; Ramme, 1930, 1933–1934).

В том же 1928 г. в Алайской долине В.Н. Кузнецов собрал коллекцию саранчовых, которая потом была изучена Н.Н. Умновым. В этом матери-

але особый интерес представляет открытие нового рода Plotnikovia Um., единственный вид которого эндемичен для Алайской долины (Umnov, 1931a).

В середине 20-х годов энтомологи Отдела защиты растений Наркомзема Туркменской ССР стали обращать особое внимание на пограничные районы Ирана, где наблюдалось повышение жизнедеятельности саранчовых в местах, удобных для их размножения. В связи с этим с 1924 по 1928 г. специальные советские экспедиции проводили борьбу с саранчовыми, одновременно ведя за ними наблюдения. Принимавший участие в этих экспедициях Л.Д. Мориц (1927) опубликовал список саранчовых Туркменистана и сопредельных стран. В 1927 г. прилетевшая из Индии пустынная саранча отложила яйца на громадной территории Ирана; создалась серьезная угроза проникновения этого вредителя в пределы СССР (Носков, 1928) Массовый залет схистоцерки в Среднюю Азию произошел в 1929 г. Перелет через советскую границу осуществлялся как из Ирана, так и из Афганистана, причем летящая саранча придерживалась долин рек Теджен, Кушка и Мургаб. Пролетев за 13 дней 312 км, пустынная саранча наводнила весь Мургабо-Тедженский оазис и далее полетела веером, причем стаи, ориентировавшие полет на северо-восток, достигали Хивы и Бухары (Гальперштейн, Мориц, 1930)

В связи с тем, что схистоцерка в Среднюю Азию проникала по долинам рек в предгорьях Парапамиза, в этом районе в 1929 г. С.А. Предтеченский и Л.Л. Мищенко провели исследование фауны саранчовых в окрестностях Теджена и на холмогорьях Бадхыза. Результаты наблюдений по схистоцерке, были включены в соответствующие работы С.А. Предтеченского (1935а,б); материалы по другим видам саранчовых Бадхыза остались не опубликованными. После смерти С.А. Предтеченского в 1941 г. в архиве ВИЗРа сохранилась его рукопись "Саранчовые Бадхыза (Теджено–Мургабской части Каракумов в Туркменистане)", в которой содержится эколого-географический обзор Бадхыза и характеристика 53 видов зарегистрированных здесь саранчовых (Шумаков, 1963).

В Туркмении на полях Филиала станции защиты растений Всесоюзного Научно-исследовательского института по хлопководству в течение трех лет (1930–1932 гг.) испытывались световые самоловки в целях учета видового состава и фенологии хлопковых вредителей. Количественные учеты показали, что некоторые саранчовые, особенно виды р. Sphingonotus Fieb., отличаются положительным фототаксисом: на долю представителей этого рода приходилось 66,9% общего количества выловленных саранчовых. Два выловленных на свет вида оказались новыми: Sph.miramae Mistsh. и Sph.elegans Mistsh. (Богуш, 1948).

В Ташкенте на базе Узбекской опытной станции защиты растений в 1925 г. был организован Среднеазиатский институт защиты растений (САИЗР), который с момента своего возникновения главнейшее внимание уделил изучению саранчовых и разработке мер борьбы с ними. Работа с самого начала потребовала сочетания различных методов исследования (экспедиционное обследование наиболее опасных районов, выяснение экологии отдельных видов, эксперименты). Результаты полевых наблюдений были опубликованы в виде сборника "Саранчовые Средней Азии", 1934. В этом сборнике четыре первых статьи составляли биоэкологический раздел книги, на котором основывалась разработанная система мероприятий по борьбе с саранчовыми. С.Н. Лепешкин (1934) привел результаты изучения итальянского пруса в Марыйском оазисе. Л.С. Зимин (1934) изучил биологические и экологические особенности туранского (богарного) пру-

са в подгорной равнине между Зеравшанским оазисом и хребтом Каратау. Аналогичные исследования были проведены Е.Н. Ивановым по чернополосой кобылке в Дальверзинской степи и по туркменской кобылке в Каттакурганском районе УзССР (Иванов, 1934а,б). Одновременно с этим сборником вышла из печати работа Е.Н. Иванова и А.Ф. Спасского (1934), специально посвященная вредным богарным саранчовым Средней Азии, а позднее Е.Н. Иванов (1936) опубликовал свои наблюдения по биологии и экологии марокккской саранчи. Популярные сведения о важнейших саранчовых, вредящих в Казахстане и Узбекистане, были изложены в брошюрах Н.Н. Дюкова (1936) и А.М. Пудовкина (1931).

Предметом спецальных исследований неоднократно являлись гнездилища перелетной саранчи в дельтах среднеазиатских рек (Воронцовский, 1931; Предтеченский, 1936; Никольский, 1930; Вельтищев, 1941 идр.).

Из работ по изучению саранчовых и других ортоптероидов, проводившихся в сопредельных районах, для выяснения фауны Средней Азии имели значение статьи Г.Я. Бей-Биенко (1929, 1930б) по фауне Зайсанской низменности и окружающих ее гор.

Помимо саранчовых экспедиций, сборы ортоптероидных насекомых в Средней Азии производились и паразитологическими экспедициями под руководством академика Е.Н. Павловского. В сборе материалов принимали участие Е.Н. Павловский, П.А. Петрищева, П.П. Перфильев и другие известные энтомологи. Коллекции поступали в фонд Зоологического института АН СССР. В результате их обработки Э.Ф.Мирам опубликовала ряд очерков по фауне ортоптероидных насекомых Туркмении и Таджикистана (Мирам, 1929, 1935, 1937, 1949; Miram, 1930). Население Бахарденской пещеры и нор грызунов в Туркмении изучалось Я.П. Власовым (Власов, 1937а,б; Власов, Мирам, 1937) Л.Л. Мищенко опубликовал очерк по фауне ортоптероидов Южной Киргизии и смежной территории Кашгарии; материалом послужили сборы Н.Г. Олсуфьева и З.В. Дунаевой (Mistshenko, 1937а).

Обработка коллекционных материалов выявила большое число видов саранчовых, новых по отношению к зарегистрированным ранее в книге Б.П. Уварова (1927) о саранчовых Средней Азии, а также дала материал к уточнению ареалов уже описанных видов и родов. Начиная еще с 1925 г., Сергей П. Тарбинский начал публикацию двух серий статей. Первая из них была посвящена изложению новых материалов по распространению прямокрылых насекомых в пределах СССР (Тарбинский, 1926, 1931б; Tarbinsky, 1927с). Ко второй серии относились статьи, в которых давались описания новых видов или уточнялось систематическое положение мало известных прямокрылых (Тарбинский, 1928, 1930, 1931а,в, 1932; Tarbinsky, 1925, 1927a, b, 1930a, b, 1931).

Среди статей второй серии особый практический интерес представляет работа, посвященная ревизии рода Calliptamus Serv. (Тарбинский, 1930). Автором были установлены новые виды этого рода, объединявшиеся ранее в один сборный вид, известный под названием итальянского пруса C.italicus L. Из них в Средней Азии, наряду с настоящим итальянским прусом, распространен туранский прус C.turanicus Tarb. Это открытие послужило ключом к выяснению мест локализации прусов на территории Средней Азии. Оказалось, что итальянский прус локализуется в оазисах, а туранский прус обитает главным образом на целинных участках по склонам гор, в предгорьях и предгорных равнинах с богатой эфемеровой растительностью. Отсюда их местные среднеазиатские названия (оазисный прус, богарный прус), предложенные экспедицией Среднеазиатского института защиты

растений (Лепешкин, 1934). Различна и их реакция на фактор света: у оазисного пруса отсутствует положительный фототаксис, в то время как богарный прус активно летит на свет (Богуш, 1948).

Параллельно таксономическим исследованиям Сергея П. Тарбинского новые виды и роды среднеазиатских саранчовых выявились и другими авторами (Bey-Bienko, 1929a,b, 1933, 1936; Бей-Биенко, 1941, 1949б; Dirsh, 1927; Mistshenko, 1937c; Ramme, 1926; Umnov, 1930a,b,c, 1931a,b,c,d). Г.Я. Бей-Биенко (1930a) опубликовал монографию по роду Bryodema Fieb., а Л.Л. Мищенко провел ревизию палеарктических видов рода Sphingonotus Fieb. (Mistshenko, 1936)

Обработка коллекционного материала по кузнечиковым и сверчковым дала возможность в этих надсемействах установить эндемичные и субэндемичные для Средней Азии виды и, что особенно важно, роды прямокрылых. Так, Сергей П. Тарбинский описал оригинальные роды пустынных сверчков — Grylliscus Serg. Tarb. и Cophaphonus Serg. Tarb. (Tarbinsky, 1930a; Тарбинский, 1932). Э.Ф. Мирам провела ревизию кузнечиков рода Glyphonotus Redt., виды которого распространены преимущественно в горах Тянь-Шаня (Miram, 1925, 1935; Uvarov, 1933, 1939). Большое значение для изучения фауны Средней Азии сыграла работа Ф.Е. Цейнера (Zeuner, 1941), посвященная систематике и филогении кузнечиков, относимых ранее к сборным родам Platycleis Fieb. и Metrioptera Wesm. Автор выделил ряд самостоятельных родов, из которых некоторые распространены только в Средней Азии или преимущественно на ее территории — Squamiana Zeun., Alticolana Zeun., Semenoviana Zeun. К этой группе относится и описанный ранее род Eumetrioptera Mir. (Мирам, 1935).

Успешно развивавшиеся ортоптерологические исследования были прерваны в 1941 г. Война нанесла большой урон советской энтомологии. В осажденном Ленинграде погибли известные ортоптерологи — Э.Ф. Мирам, С.А. Предтеченский, Сергей П. Тарбинской. Не вернулся с фронта П.А. Вельтищев.

Только после войны возобновляются прерванные исследования. Г.Я. Бей-Биенко и Л.Л. Мищенко приступили к монографическому обобщению материалов по фауне саранчовых СССР. Эта работа потребовала предварительной ревизии многих родов, в результате чего выявились роды, специфичные для Средней Азии: Pezohippus B.-Bien. (Бей-Биенко, 1948в); Sphingoderus B.-Bien. (Бей-Биенко, 1950в); Uvarovium Dirsh, Mizonocara Uv., Diexis Zub. (Мищенко, 1945а, 1947, 1950б). Для ряда уже известных родов уточнено распространение и описаны новые виды и подвиды (Bey-Bienko, 1947; Бей-Биенко, 1948а,г, 1949; Мищенко, 1945б,в,г; Mistshenko,1946; Шумаков, 1949).

Одновременно подверглись ревизии и некоторые роды сверчковых (Cophaphonus Tarb.) и кузнечиковых (Eumetrioptera Miram, Bergiola Stshelk.); выявлены новые роды и виды среднеазиатских кузнечиков (Bey-Bienko, 1947; Бей-Биенко, 1948а, 1951; Mistshenko, 1947; Мищенко, 1949в).

В 1949 г. Зоологический институт АН СССР опубликовал справочник "Вредные животные Средней Азии", в котором аннотированные списки прямокрылых, вредящих сельскому и лесному хозяйству, были составлены Л.Л. Мищенко (1949а).

В 1951 г. вышел в свет капитальный труд Г.Я. Бей-Биенко и Л.Л. Мищенко "Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран", подводящий итог многолетним исследованиям авторов. В этом определителе число выявленных на территории Средней Азии видов и подвидов саранчовых уже превышало 500.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПЕРИОД ОРТОПТЕРОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В СРЕДНЕЙ АЗИИ

Выход в свет монографии Г.Я. Бей-Биенко и Л.Л. Мищенко (1951) по саранчовым Советского Союза завершил выполнение стоявших перед ортоптерологами задач по установлению состава фауны основной, практически важной, группы прямокрылых. Это, конечно, не означало, что данная фауна на территории Средней Азии изучена полностью. Действительно, накопление новых знаний по составу фауны среднеазиатских прямокрылых продолжает осуществляться и до сих пор.

За истекшую четверть столетия проделана еще значительная работа. Прежде всего в "Фауне СССР" опубликованы две монографии Л.Л. Мищенко (1952а) по саранчовым подсемействам Catantopinae и Г.Я. Бей-Биенко (1954) по листовым кузнечикам (подсем. Phaneropterinae). Новые виды и подвиды саранчовых и сверчков из Средней Азии и Казахстана были описаны в ряде статей (Горохов, 1978, 1979; Мальковский, 1959б, 1968, 1972; Правдин 1969, Скопин, 1951; Столяров, 1969; Сычев, 1969а, б; Серафим П. Тарбинский, 1955; Čejchan, 1961; Harz, 1978; Steinmann, 1964, 1965а, в, с, d, 1968). Л.Л. Мищенко (1974а, б) провел ревизию саранчовых рода Dociostaurus Fieb.

Новые виды кузнечиков описаны в статьях А.А. Бекузина (1961, 1978), Л.Л. Мищенко (1952б), Ф.Н. Правдина (1969) и М.В. Столярова (1969).

Нет никакого сомнения в том, что неизвестные до сих пор виды саранчовых и кузнечиков будут и впредь описываться из Средней Азии, особенно из тех горных хребтов, которые еще не посещались ортоптерологами. Кроме того, наметилось более детальное изучение состава и специфики местных фаун прямокрылых в пределах административных границ отдельных среднеазиатских республик — Туркмении (Токгаев, 1973, 1975), Узбекистана (Бекузин, 1972, 1974), Казахстана (Васильев, 1965; Мальковский, 1958, 1964, 1973) Ряд работ был посвящен подведению практических итогов по изучению вредных прямокрылых в Туркмении (Андреев, 1958; Токгаев, 1977), Узбекистане (Данилин, 1951; Иванов, 1946), Таджикистане (Бочкарева, 1946) и Казахстане (Мальковский, 1959а, 1974). Изучался состав прямокрылых, вредящих отдельным полевым культурам (Антова, 1951, 1958; Васенкова, 1968; Гулыев, 1965, 1967, 1969; Киранова, 1968; Мищенко, 1972; Токгаев, Даричева и др., 1967; Яхонтов, 1953), а также пастбищным растениям (Давлетшина, Радзивиловская, 1965а, 1965б, 1968; Серкова, 1958, 1961). При этом особое внимание обращалось на формирование комплексов вредных видов на вновь осваиваемых землях.

Однако ведущим в изучении прямокрылых в Средней Азии становится не систематико-фаунистическое направление, а эколого-географическое, предусматривающее выявление закономерностей экологического распределения ортоптероидных группировок в различных ландшафтных ситуациях. Теоретическое представление об ортоптероидных группировках, как о сообществах, исторически сложившихся в определенных экологических условиях, и об их роли в биоценозах изложено в специальной статье Ф.Н. Правдина (1974б).

Первая попытка охарактеризовать конкретные ортоптероидные группировки, специфичные для Средней Азии, имела место в работе П.А. Вельтищева (1941), изучавшего экологию азиатской саранчи в дельте Амударьи. Автор описал четыре группировки, связанные с определенными биотопами — тростниковую, солончаковую, такыровую и песчаную.

Война прервала начавшиеся в этом направлении исследования, и только в 1949 г. появились две статьи, специально посвященные описанию среднеазиатских группировок ортоптероидных насекомых в пустынях Средней Азии. Г.Я. Бей-Биенко (1949в.) охарактеризовал некоторые группировки ортоптероидных насекомых в пустынях южного Прибалхашья и в районе оз. Алаколь на юго-востоке Казахстана; Л.Л. Мищенко (1949б) посвятил свое исследование ортоптероидным насекомым Гиссарской долины.

В статье о фауне прямокрылых насекомых пустынь Средней Азии и задачах ее изучения Г.Я. Бей-Биенко (1950б) подчеркивал, что наши знания о группировках прямокрылых насекомых пустынь очень поверхностны. В то же время они крайне необходимы при решении ряда сложнейших теоретических и практических проблем, таких, как генезис пустынной фауны, сукцессионные процессы, происходящие в естественных условиях и под влиянием освоения пустынь, районирование ареалов вредной деятельности отдельных видов и др.

Вскоре после этого в печати стали появляться статьи, в которых ортоптероидные группировки или смешанные популяции саранчовых и других прямокрылых являлись уже непосредственным предметом исследования. А.А. Бекузин (1953, 1968а) изучил экологическое распределение прямокрылых в южной части пустыни Бетпак-Дала и в тугаях среднего течения Сырдарьи.

А.Н. Луппова (1961) описала смешанные популяции саранчовых в Мургаб-Амударьинском междуречье вдоль трассы Каракумского канала первой очереди. Ф.Н. Правдин изучал ортоптероидные гуппировки в песках М. Барсуки, в Юго-западном Кызылкуме и Каракумах, а также в предгорных долинах Сырдарьинского Каратау и Западного Копетдага (Правдин, 1960, 1965, 1975а, 1978).

М.В. Столяров (1966а), изучая видовой состав прямокрылых в низовьях Амударьи и на плато Устьюрт, показал особенности их экологического распределения в Каракалпакии. Смешанные популяции прямокрылых в предгорьях Парапамиза (Бадхыз) описаны им же (Столяров, 1965) и Т. Токгаевым (1966б); в указанной статье М.В. Столяров помимо своих материалов обобщил данные хранящейся в архивах ВИЗР неопубликованной рукописи А.С. Предтеченского "Саранчовые Бадхыза (Теджено-Мургабской части Каракумов в Туркменистане)", о которой упоминалось выше. Т. Токгаев (1965) опубликовал специальную статью по экологии саранчовых в низовьях Мургаба, где показал биотопическое распределение этих насекомых в песчаной пустыне, тугаях и оазисах. Ортоптероидные группировки в Репетекском заповеднике (Восточные Каракумы) были описаны М.Е. Черняховским (1972). В.В. Яхонтов и А.Г Давлетшина (1956) выяснили состав смешанных популяций на территории древней дельты Амударьи.

Данные по видовому составу ортоптероидных группировок, связанных с определенными биотопами в районе Кюрендага и в Голодной степи описаны в специальных монографиях по энтомофауне этих регионов (Пажитнова, Киранова, 1956; Яхонтов, Давлетшина и др., 1962). А. Ягдыев (1960) в окрестностях Ашхабада проследил распределение саранчовых в зависимости от элементов ландшафта.

За рассматриваемый период исследований получены новые данные по экологии отдельных видов прямокрылых на равнинах Средней Азии. Так, изучались гнездилища азиатской саранчи в дельте Амударьи (Новицкий, 1953, 1963) и в низовьях Сырдарьи (Цукерман, 1960а, б). Подробно изучены места обитания марокккской саранчи и причины вспышек ее массово-

го размножения в Туркмении (Токгаев, 1958, 1959, 1960, 1963, 1966а) Выявлены очаги этого вредителя на границе СССР и Ирана, из которых в периоды массовых размножений кулиги марокккской саранчи могут беспрепятственно залететь в Туркмению и Азербайджан (Цыпленков, 1967)

В 1962 г. стаи пустынной саранчи широким фронтом (около 160 км) вновь проникли из Ирана и Афганистана в Туркмению, где на территории Бадхыза отложили кубышки на площади 40000 га. Наблюдения показали, что пролетный путь схистоцерки в 1962 г. соответствовал пути ее залета в 1929 г. (Колачев, 1964; Левишко, 1962; Столяров, 1964; Токгаев, Ягдыев, 1965; Щербиновский, 1952, 1963). В связи с этим составлялся прогноз залета стай пустынной саранчи в СССР с мест ее отрождения в пограничных районах (Цыпленков, 1963).

Закономерности экологического распределения и места локализации итальянского пруса были детально изучены И.А. Четыркиной (1936; 1958) в Восточном Казахстане и М.В. Столяровым (1966а) в Каракалпакии.

Подробные исследования по фенологии, поведению и биотопическому распределению туранского и пустынного прусов в Чимкентской области проведены П.А. Лером (1962); автор выявил условия, благоприятствующие массовому размножению обоих видов и причины их миграций. Новые материалы по экологическому распределению четырех видов прусов в Таджикистане приведены в статье М.В. Столярова (1966б). Из других саранчовых, обитающих в пустынях Средней Азии, данные по экологии опубликованы по большой саксауловой горбатке Dericorys albidula Serv., обыкновенной летунье Aiolopus thalassinus (F.) (Еникеев, 1949; Токгаев, 1968б, 1974а) и атбасарке Dociostaurus kraussi kraussi (Ingen.) (Мальковский, 1963).

Н. Эргашев (1966а, 1966в, 1968, 1972) изучал фауну и экологию сверчков Узбекистана; им же по собственным наблюдениям описана биология степного, двупятнистого и бордосского сверчков, а также кузнечика Semenoviana plotnikovi (Uv.) (Эргашев, 1965, 1966б, 1967, 1969, 1974).

В связи с освоением и обводнением Каршинской степи специально изучался состав обитающих в ней прямокрылых (Алимджанов, Эргашев, 1972; Эргашев, 1971). Интересны работы М.П. Мальковского (1958, 1964), в которых приведены новые данные по распространению и экологическому распределению саранчовых в Казахстане. В одной из этих работ показано, что для полуострова Мангышлак характерно сочетание представителей саранчовых пустынь северного и южного типа (Мальковский, 1964).

Первая работа, посвященная изучению ортоптероидных группировок в горах Средней Азии, также как и в случае с ортоптероидными группировками пустынь этой территории, была опубликована в 1949 г. Она посвящена прямокрылым насекомым, обитающим в хребте Кетмень (Бей-Биенко, 1949а).

С тех пор экологическое распределение прямокрылых и других насекомых ортоптероидного комплекса прослеживалось в следующих горных хребтах: Султануиздаг (Бекузин, 1962), Кульджуктау (Правдин, 1965), Западный Копетдаг (Правдин, 1978; Токгаев, 1968а), Центральный Копетдаг (Токгаев, 1972), Сырдарьинский Каратау (Правдин, 1960); Таласский Алатау (Копанева, 1972), Киргизский хребет (Проценко, 1951), Чаткальский хребет (Правдин, Черняховский, 1971), хребты горного Чирчикского района в Западном Тянь-Шане (Бекузин, 1968б), Кураминский хребет (Бекузин, 1977), Туркестанский хребет (Давлетшина, 1949; Правдин, 1962б), Зеравшанский хребет (Правдин, 1978), Гиссарский

хребет (Мищенко, 1951; Середина, 1973, 1974б, 1977) и Западный Памир (Черняховский, 1976).

Кроме того, материалы по связи прямокрылых насекомых с определенными биотопами опубликованы в работах, посвященных изучению энтомофаун Кюрендага (Пажитнова, Киранова, 1956), Приисcыкульской котловины (Панфилов, 1962) и высокогорий Внутреннего Тянь-Шаня в верховьях р. Большой Нарын (Злотин, 1966, 1975). Данные по сообществам саранчовых на высокогорных пастбищах Внутреннего Тянь-Шаня в котловинах озер Сонкёль и Чатыркель, а также в нагорьях р. Малый Нарын, приведены в монографии Серафима П. Тарбинского (1964) по среднеазиатскому подвиду сибирской кобылки.

Материалы по распространению и экологии отдельных видов кузнечиков и саранчовых в горах Средней Азии содержатся в ряде статей (Бей-Биенко, 1948а; Бекузин, 1963, 1966; Гусева, Сычев, 1969; Крицкая, Сычев, 1969; Литвинова, Сычев, 1969; Мальковский, 1956; Нарзикулов, Столяров, 1972; Правдин, 1953, 1969; Середина, 1974а, Столяров, 1970, 1971, 1972, 1973; Сычев, 1967, 1968, 1969а,б, 1973; Федотова-Середина, Черняховский, 1978; Цыпленков, 1968; Черняховский, 1967; Čejchan, 1961).

Прямокрылые Средней Азии, благодаря морфо-экологической специфике отряда и разнообразию ландшафтных условий, дали прекрасный материал для решения ряда общетеоретических проблем, таких, как проблема эндемизма (Мальковский, 1973; Правдин, 1963, 1964б, 1966, 1975б; Pravdin, 1969), принципы классификации жизненных форм (Бей-Биенко, 1948б; Правдин, 1978; Черняховский, 1968, 1970, 1974), географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация (Правдин, 1970а, б, 1974а; Сычев, 1969а, б). Таким образом, за три истекших десятилетия коллективом советских ортоптерологов проведены разносторонние, многоплановые, исследования фауны прямокрылых Средней Азии, что дает основание для крупных теоретических обобщений.

В монографии Ф.Н. Правдина (1978) "Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды" подведен итог современных знаний о составе фауны среднеазиатских ортоптероидных насекомых. Сделана попытка дать общую классификацию жизненных форм насекомых ортоптероидного комплекса. Выявлены общие закономерности экологического распределения на равнинах и в горах. Показано, что на территории Средней Азии сформировались две ортоптероидных фауны: пустынная и горная.

Пустынный комплекс распадается на пять комплексных ортоптероидных группировок, связанных с различными типами пустынь (каменистая, солончаковая, песчаная и эфемеровая пустыни) и тугаями.

В горах Средней Азии комплексы ортоптероидных группировок связаны с определенными растительными формациями (нагорные ксерофиты, разнотравные степи, субаридные степи, горные леса, субальпийские и альпийские луга, растительность горных речных долин) (Правдин, 1978).

Весьма характерной особенностью горной фауны Средней Азии является то, что формообразовательный процесс протекает и в настоящее время, что видно на примере обособления внутривидовых форм у большого числа обитающих в горах видов (Правдин, 1964б, 1978).

Анализируя результаты разносторонних ортоптерологических исследований, проводившихся в пустынях и горах Средней Азии на протяжении свыше ста лет, есть все основания считать, что в настоящее время накоплен достоточно солидный материал, позволяющий ставить специальное исследование о происхождении и эволюции не только всей фануы в целом, но и входящих в ее состав фаунистических комплексов и отдельных экофаун.

ГЛАВА II

ИСТОЧНИКИ И ПУТИ ВЕРОЯТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ФАУНЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

КЛАССИФИКАЦИЯ АРЕАЛОВ РОДОВ

Выявление исходных фаунистических комплексов, на основе которых протекало формирование любой современной фауны, прежде всего начинается с установления ее состава и изучения особенностей ареалов представленных в ней видов, родов и более крупных таксономических единиц. Основной единицей, применяемой для зоогеографического анализа, является род (Крыжановский, 1965). Изучение ареалов отдельных видов дает возможность установить центр или центры многообразия в пределах ареалов рода. Если выявлен только один центр, то есть основание считать его тем географическим базисом, в котором начиналось становление рода. Картина значительно усложняется при обнаружении дополнительных центров, что чаще всего бывает в горных странах или на островах.

Таксономический анализ изучаемых родов выявляет их филогенетические связи с другими близкими таксонами и, таким образом, уточняет их эволюционный уровень. Большую сложность представляет определение возраста рода и ближайших к нему родственных групп. Палеонтологическая летопись очень далека от того, чтобы осветить многие вопросы, возникающие при таксономическом анализе. Поэтому неоценимую услугу оказывает палеогеография, расшифровывающая историю формирования земной поверхности на изучаемой современной территории. Данные палеогеографии могут в ряде случаев с достаточной достоверностью определить вероятное время и место становления той или иной систематической группы (род, триба, подсемейство)

Привлечение палеоботанических и палеоклиматических материалов помогает установить общую направленность изменений среды, влиявшую на ход эволюционного процесса изучаемой группы насекомых. В нашем случае это особенно важно, так как в любой ортоптероидной группировке ведущую роль играют первичные консументы, преимущественно саранчовые (Правдин, 1974б, 1978). Разнообразные ортоптероидные группировки, в состав которых входят основные компоненты фауны, определяется как спецификой расчленения среды, так и морфо-экологическими особенностями самих насекомых, т.е. их жизненными формами. Без анализа жизненных форм нельзя понять эволюционных процессов, приводивших к дифференциации внутри рода и формированию видов, адаптированных к современным условиям среды.

Анализ географического распространения всех 132 родов прямокрылых, зарегистрированных на территории Средней Азии (Правдин, 1978), дал основание разбить их на тринадцать групп, отличающихся типом ареала.

I группа. Плюрирегиональные роды, распростаненные в обоих полушариях. Плюрирегиональными ботаники называют такие роды или виды растений, ареалы которых связаны не менее, чем с тремя доминионами (Ка-

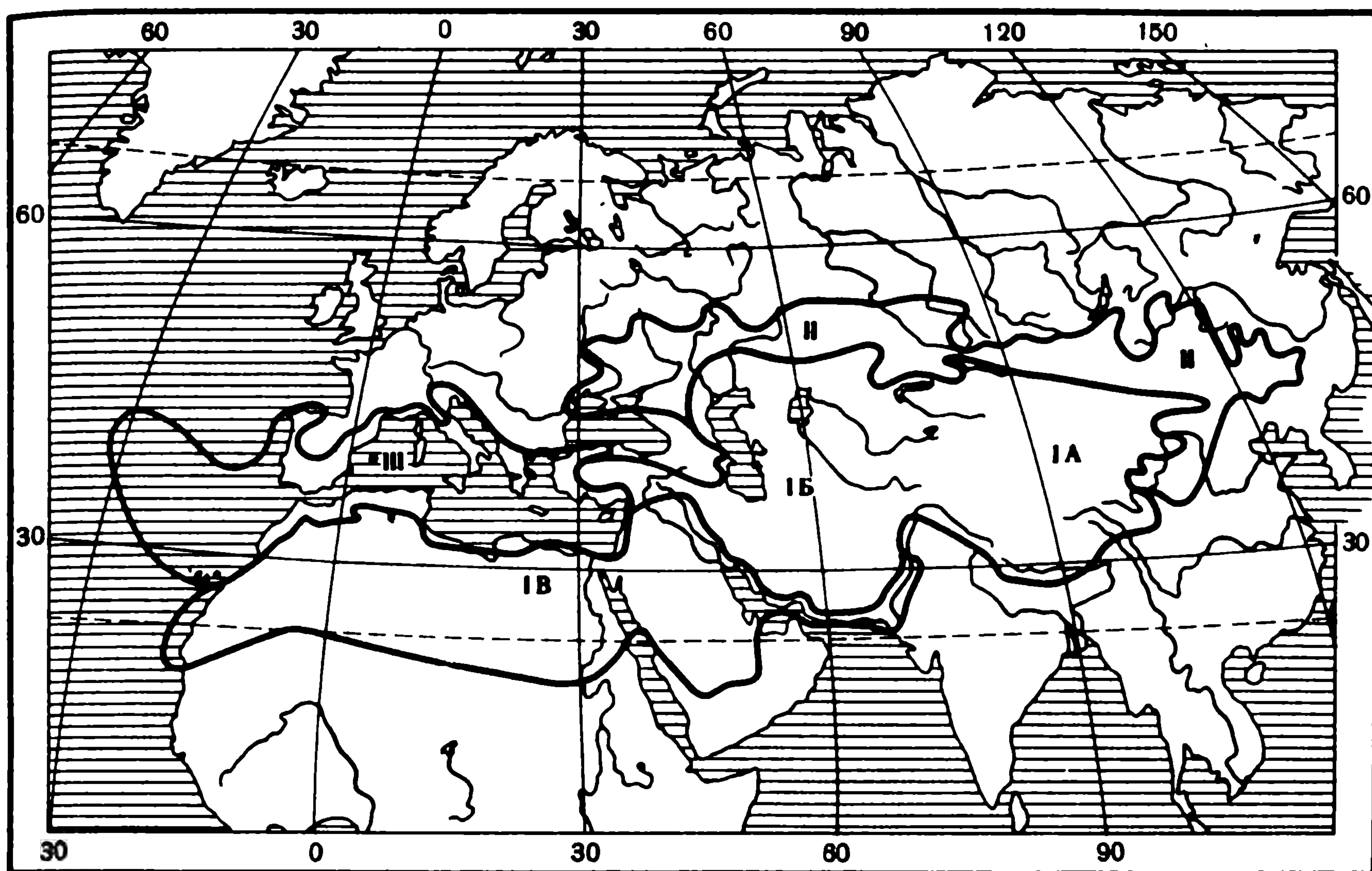


Рис. 1. Ботанико-географическое разделение Древнего Средиземья (по Лавренко, 1962)

I — Сахаро-Гобийская пустынная область; подобласти: IA — Центральноазиатская, IБ — Ирано-Туранская, IB — Сахаро-Синдская; II — Евразиатская степная область; III — Средиземноморская вечнозеленолесная область

мелин, 1973). В нашем случае мы к данной группе относили все роды, распространенные не менее чем на трех континентах, но обязательно присутствующие и в Старом и в Новом свете.

II группа. Плюрирегиональные роды восточного полушария. Это роды прямокрылых, обитающих не менее чем на трех континентах или в трех зоогеографических областях Старого света.

III группа. Древнесредиземноморские роды. К этой группе относятся роды, ареалы которых занимают большую часть Древнего Средиземья. Понятие об этой области было разработано М.Г Поповым (1929), трактовавшим данную территорию на уровне доминиона. В настоящее время, согласно Е.М. Лавренко (1962), в Древнее Средиземье включаются все территории Палеарктики с более или менее ксерофитным растительным покровом: от гиперксерофитных пустынь до евразиатских степей. В этих пределах выделены три ботанико-географические области: Сахаро-Гобийская гиперксерофитная пустынная, Евразиатская ксерофитная степная и Средиземноморская гемиксерофитная вечнозеленолесная (рис. 1).

IV группа. Средиземноморские роды. Для этих родов прямокрылых характерно, что большинство входящих в их состав видов распространено в пределах Средиземноморской вечнозеленолесной области, т.е. по побережью Средиземного моря (рис.1.) Только отдельные представители проникают на восток до Туранской низменности.

V группа. Понто-Каспийские роды. Ареалы этих родов в основном охватывают Крымский полуостров, а также черноморское и каспийское побережья Кавказа.

VI группа. Центральноазиатские роды. В основном их ареалы лежат в Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области (рис.1). Отдельные представители центральноазиатских родов обитают и в Туранской низменности.

VII группа. Ирано-туранские роды. Виды этих родов тяготеют к пустыням Ирана и Афганистана, но часто встречаются и в Туранской низменности.

VIII группа. Туранские роды. Их ареалы располагаются в Туранской низменности, которая целиком лежит в области зоны пустынь. В ней выделяют две подзоны: южную и северную, хорошо отличающиеся климатическими и почвенными условиями. Для южной подзоны характерен резкий континентальный и сухой климат. Осадки выпадают главным образом в зимне-весенний период. Лето жаркое, средняя температура 32°. В северной подзоне температурный режим суровее, так как здесь продолжительнее зима с пониженными температурами в январе (средняя температура месяца колеблется от −3 до −9°), а июльские температуры достаточно высоки (26—28°). В то же время характер выпадения осадков в северной подзоне иной: их максимум приходится на весну—лето, причем и в другие сезоны они распределены равномернее. Почвы в южной подзоне сильно карбонатные, серо-бурые и сероземные, а в северной подзоне — малокарбонатные, серо-бурые (Петров, 1973).

IX группа. Ирано-среднеазиатские горные роды. К этой группе относятся роды, ареалы которых связаны с горными хребтами, обрамляющими с юга Туранскую низменность (хребет Эльбурс, Туркмено-Хорасанские горы, Парапамиз, Афганский Бадахшан) и контактирующими на западе с Памиро-Алайской горной системой.

X группа. Среднеазиатские горные роды, эндемичные для трех горных систем, обрамляющих Туранскую низменность с востока и северо-востока: Джунгарский Алатау, Тянь-Шань и Памиро-Алай. Границами между этими системами служат Илийская и Ферганская впадины (Гвоздецкий, Михайлов, 1963).

XI группа. Бореальные палеарктические роды. Сюда мы относим все роды, ареалы которых располагаются севернее территории Древнего Средиземья, т.е. в пределах лесной и лесостепной зон Палеарктики.

XII группа. Транспалеарктические роды. Ареалы этих родов лежат в пределах Палеарктики, где распространяются на несколько природных зон: от пустынной до лесной. Границы Палеарктики принимаются по А.П. Семенову-Тян-Шанскому (1936).

XIII группа. Голарктические роды. В данном случае большая часть видов рода обитает в Палеарктике, но отдельные представители его распространены и в Северной Америке.

При изучении каждой из указанных групп родов прямокрылых, зарегистрированных в Средней Азии, мы стремились выявить: 1) родовой состав группы, 2) специфику ареала каждого рода, 3) современные центры видового разнообразия в пределах ареала рода, 4) генетические связи рода (происхождение рода), 5) состав видов данного рода, обитающих на равнинах и в горах Средней Азии, 6) морфо-экологическую специфику этих видов, т.е. их жизненую форму (Правдин, 1978) и 7) время появления в природе данного рода или родственной ему группы, по данным палеонтологических находок.

Все эти сведения необходимы для того, чтобы выяснить современное состояние родов данной группы и определить возможный путь их становления.

I группа. **Плюрирегиональные роды, распространенные ь обоих полушариях**

[11 родов: Tettigonioidea — 2 (Conocephalus Thunberg., Homorocoryphus Karny); Grylloidea — 5 (Gryllus Linné, Acheta Fabricius, Eugryllodes Chopard, Myrmecophilus Berthold, Oecanthus Serville); Acridoidea — 4 (Tetrix Latreille, Paratettix LBolivar, Schistocerca Stål, Sphingonotus Fieber.)].

Род Conocephalus Thnb. относится к подсемейству Conocephalinae, включающему свыше 1000 видов, из которых особенно большое число распространено в Неотропической и Индо-Малайской областях. Ископаемые виды этого подсемейства известны из нижнего олигоцена (Zeuner, 1939). Космополитный род Conocephalus Thnb. представлен в Средней Азии двумя специализированными фитофилами — C.discolor Thnb. и C.buxtoni Chop.

В роде Homorocoryphus Karny насчитывается 50—60 видов, обитающих в теплых, особенно в тропических, странах обоих полушарий. В Палеарктику заходит только один вид, распадающийся на два подвида, из которых один, H.nitidulus wicinus (Walk.), распространен в Эфиопской области, а другой, H.nitidulus nitidulus (Scop.), — в Палеарктике, где представлен и в Средней Азии.

Свыше 40 видов рода Gryllus L. известны из Северной и Южной Америк, из Африки, Европы и Азии (Chopard, 1967). В Средней Азии зарегистрирован один вид — фиссуробионт G.bimaculatus De Geer. Ископаемые виды рода Gryllus L. известны с нижнего олигоцена. Еще раньше (в триасе) существовал примитивный род семейства Gryllidae, Protogryllus Handlirsch, описанный из Южной Африки, Центр. Европы и Англии (Zeuner, 1939).

Род Acheta Fabr. включает 10 видов, из которых 7 распространены в Африке, один — на острове Сокотра. Следовательно род явно эфиопского происхождения. Принадлежность его к плюрирегиональной группе объясняется нахождением в нем космополитного вида — домового сверчка A.domesticus (L.). Обычно этот вид распространяется по жилищам человека, однако в Средней Азии он, возможно, находит условия, благоприятные для перехода в природу (Uvarov, 1912). Дикие популяции A.domesticus (L.) обнаружены на юге Калифорнии; здесь они встречаются вблизи строений человека (Weissman, Rentz, 1977). Помимо домового сверчка, в Средней Азии обитает еще один вид — A.turcomana Gorochov, недавно описанный из Тукмении (Горохов, 1978б).

Род Eugryllodes Shop. распространен в Южной Америке, Африке, на юге Евразии и в Австралии (Chopard, 1967). Из 17 видов Eugryllodes Chopard 10 зарегистрированы на Пиренейском полуострове, что свидетельствует о средиземноморском происхождении рода. Из Средней Азии известны три вида. Это фиссуробионты, специфичные для пустынь Палеарктики. Из них один — E.bolivari (Uv.) эндемик Туранской низменности. Ареал E.kerkennensis (Finot) простирается от Испании на западе, а на востоке — до Ирана, Афганистана и Туранской низменности. E.odicus (Uv.) связан с плотными засоленными почвами в пустынях Средней Азии, на севере Ирана и Афганистана; на север доходит до Мугоджарских гор (Правдин, 1975б; Уваров, 1911). Из Туркмении описан эндемичный подвид этого вида — E.odicus abditus Gorochov (Горохов, 1979). E.kerkennensis (Finot) и E.odicus (Uv.), по мнению А.В. Горохова, заслуживают выделения в особый род, для которого следует восстановить утраченное название Gryllodi-

nus Bol. Однако окончательно этот вопрос может быть решен только после полной ревизии двух близких родов — Eugryllodes Chop. и Turanogryllus Tarb. Поэтому в данной книге оба указанные вида пока рассматриваются в соответствии с каталогом Шопара (Chopard, 1967) в составе рода Eugryllodes Chop.

40 видов рода Myrmecophilus Berthold распространены в Северной Америке, в центральной и южной частях Евразии, от Пиренейского полуострова до островов Японии, на севере Африки, в Индо-Малайской области и в Австралии (Chopard, 1968). Это типичные мирмекофилы, обитающие в подземных гнездах муравьев. В Средней Азии встречается один вид — Myrmecophilus oculatus Miram., который был описан из Туркмении (Miram, 1930), а затем найден на севере и востоке Афганистана (Бей-Биенко, 1963, 1967) В ископаемом состоянии представители Myrmecophilinae не известны (Zeuner, 1939).

Род Oecanthus Serville включает в себя 46 видов, распространенных в Северной и Южной Америках, Африке, Европе, Азии и Австралии. В Средней Азии встречается один вид — специализированный фитофил Oe.turanicus Uv., который известен также из Ирана, Израиля и Египта (Chopard, 1968).

В ископаемом состоянии представители подсемейства Oecanthinae известны из нижнего олигоцена (Zeuner, 1939) Они найдены на юге Франции (Прованс), следовательно, в это время данная группа сверчковых уже обитала в Средиземноморье.

Роды Tetrix Latr. и Paratettix I.Bol. имеют большое количество видов, преимущественно в тропиках Старого и Нового Света; в Средней Азии зарегистрированы 5 видов рода Tetrix Latr. и один вид рода Paratettix I.Bol.

Данные об ископаемых тетригидах крайне скудны; известен только один вид рода Tetrix Latr. из балтийского янтаря (Zeuner, 1937). Однако характерное географическое распространение говорит о том, что роды Tetrix Latr. и Paratettix I.Bol. древние роды, возникшие в тот период истории Земли, когда основные материковые массы не были так разобщены, как это имеет место сейчас, начиная с юры и мела. Эти два рода имеют ясные центры современного многообразия в Африке и в Индии. Но так как все виды обоих родов, живущие в Средней Азии, за исключением Tetrix tartara (I.Bol.), представлены в фауне Африки, можно говорить об эфиопском происхождении среднеазиатских видов. Их тропическое происхождение подтверждается еще и тем, что у T.tartara (I.Bol.), T.subulata (L.) и P.meridionalis (Ramb.) зимуют личинки и даже взрослые особи. Некоторые виды этих родов, например Tetrix tartara (I.Bol.), Paratettix uvarovi Sem., заходят в горы до 3000 м. Мезофильная природа тетригид проявляется в их жизненной форме: это типичные герпетобионты, обитающие в Средней Азии только во влажных стациях (берега рек, горные ущелья) среди органических остатков.

Ареал рода Schistocerca Stål в основном охватывает три континента: Северную Америку, Южную Америку и Африку (рис.2) В пределах рода выделяют свыше 20 видов. По мнению В.М. Дирша (Dirsh, 1974), в Новом Свете представлены все виды Schistocerca Stål, но один из них, S.americana (Drury), обитает и в Старом Свете в виде двух подвидовых форм. Однакс лабораторными опытами по скрещиванию установлена генетическая обособленность и видовая самостоятельность стадного африканского вида — пустынной саранчи S.gregaria (Forsk), формирующей два подвида (Iago, Antoniou, Scott, 1979). Один из них, S.gregaria flaviventris (Burm.), оккупирует небольшую область на юге Африки. Ареал ее второго

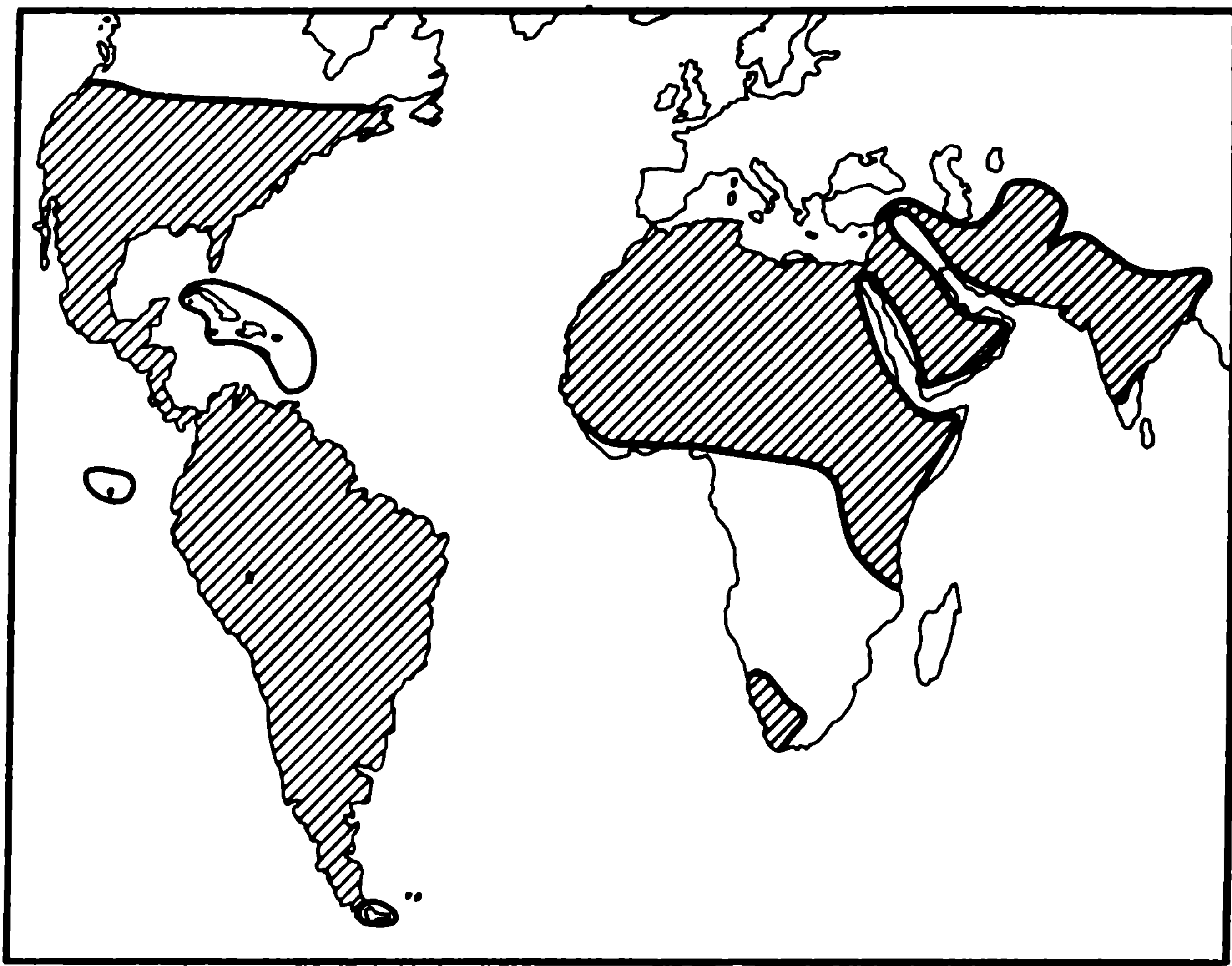


Рис. 2. Ареал рода Schistocerca Stål

подвида, S.grerar ia gregaria (Forsk.), занимает всю ее северную часть на юг до Кении и Танзании, а в Азии — Аравию с Синайским полуостровом, Пакистан и пустынные районы Индии. Отсюда пустынная саранча совершает периодические вылеты в страны Южной Европы, Закавказье, страны Ближнего и Среднего Востока. Как указывалось выше, нашествие схистоцерки в Среднюю Азию осуществляется по долинам рек в предгорьях Парапамиза. Известны случаи нахождения этого вида в Австралии (Предтеченский, 1935б; Уваров, 1929; Умнов, 1958).

Способность Schistocerca gregaria (Forsk.) к расселению объясняется спецификой ее жизненной формы. Это перелетный мигрант, который в стадной фазе может отлетать от мест отрождения на тысячи километров.

Непосредственные данные о времени происхождения рода Schistocera Stål отсутствуют. Из среднего олигоцена (Англия) описан более примитивный представитель трибы Cyrtacanthacrini — Proschistocerca oligocaenica Zeun. (Zeuner, 1941).

По вопросу о месте происхождения рода Schistocerca Stål существуют две точки зрения. Согласно первой из них, этот род возник в Старом Свете и затем проник в Америку, где последовала адаптивная радиация, приведшая к видовому разнообразию. Противоположная точка зрения утверждает возникновение рода в Новом Свете и последующую миграцию в Африку.

По мнению монографа рода В.М. Дирша, вторая точка зрения более вероятна, что доказывается следующими фактами. В Старом Свете нет родов, родственных роду Schistocerca Stål. В Новом Свете на Галапагосских островах обитает близкий род Halmenus Dirsh, несомненно более примитивный. Кроме того, если сравнивать между собой явно близкие виды — S.americana (Drury) и S.gregaria (Forsk.), то, судя по строению церка самца, из всех их внутривидовых форм наиболее примитивным подвидом оказывается S.americana americana (Drury), распространенная в юго-восточной части США и в Центральной Америке (Dirsh, 1974).

Род Sphingonotus Fieb. объединяет около 70 видов, из которых многие дают местные расы; общее число видов и подвидов почти достигает ста. Ареал рода обширен; его представители обитают на Галапагосских островах, в Мексике, на Больших Антильских островах, в Северной и Южной Африке, в Европе, заходя на север до 55—60°, в Азии, за исключением ее северной и юго-восточной части, и в Северо-Западной Австралии (Mistshenko, 1936) (рис. 3).

По своей жизненной форме виды этого рода типичные эремобионты, т.е. обитатели открытых участков на поверхности плотных глинистых почв с разреженным травостоем.

Наличие в Африке большого числа общих с Азией видов, которые принадлежат к самым разнообразным видовым группам рода Sphingonotus Fieb., а также присутствие в ее северной части современного центра многообразия видовой группы Lucasii, в которую входят и южноафриканские S.nigripennis (Serv.) и S.scabriculus (Stål), говорит о том, что, повидимому, Африку необходимо признать за место возникновения этого рода. В пользу этого говорят и данные о наибольшем развитии в различные геологические времена пустынь, именно в Африке (Koppen, Wegener, 1924). Кроме того, необходимо вспомнить, что Западная Азия долгое время была покрыта водами древнего моря Тетис (Борисяк, 1931; Марков, 1960 и др.). Поэтому, современные центры многообразия этого рода в Иране и в Средней Азии должны рассматриваться как вторичные, возникшие уже после высыхания моря Тетис. Близость же этого рода к американским родам Heliostus Sauss. и Daemonea Sauss., а также географическое распространение рода Sphingonotus Fieb. говорят о его ясном атлантическом происхождении.

Очень образный термин "атлантическое происхождение" (Atlantidean Stock) был предложен Б.П. Уваровым для родов саранчовых, которые, подобно роду Sphingonotus Fieb., распространены в пустынях Старого и Нового Света по обе стороны Атлантического океана (Uvarov, 1938). Этот термин подчеркивает генетическую связь между фаунами континентов обоих полушарий.

По обилию объединенных видов род Sphingonotus Fieb. занимает первое место среди Oedipodinae всего мира. Входящие в его состав виды образуют восемнадцать групп[1], филогенетические отношения которых изображены на рис. 4. Виды Sphingonotus Fieb., живущие в Средней Азии, относятся к двенадцати группам. Так, группа Savignyi, обитающая преимущественно в Северной Африке и в Передней Азии, представлена в Средней Азии только одним широко распространенным видом S.savignyi Sauss. Из четырех видов группы Vitreus, живущих очень изолированно друг от друга на огромном протяжении, в Средней Азии обитает только S. halophilus B.-Bien.

Группа Pamiricus, имеющая современный центр многообразия в Средней Азии, где в горах найдены три эндемичных вида, S.pamiricus Rne, S.zebra Mistsh. и S.kirgisicus Mistsh., отсылает по одному представителю в Иран и Алжир. Группа Maculatus состоит из одного вида S.maculatus Uv., который распространен преимущественно в Средней Азии и только заходит в пограничные области.

Группа Halocnemi, имеющая в Средней Азии четыре вида, распространена главным образом в Западной Азии, хотя ее представители встречаются

[1] При ревизии рода было установлено девятнадцать групп (Mistshenko, 1936); позднее одна из них, Carinatus, выделена в самостоятельный род Sphingoderus B.-Bien. (Бей-Биенко, 1950в)

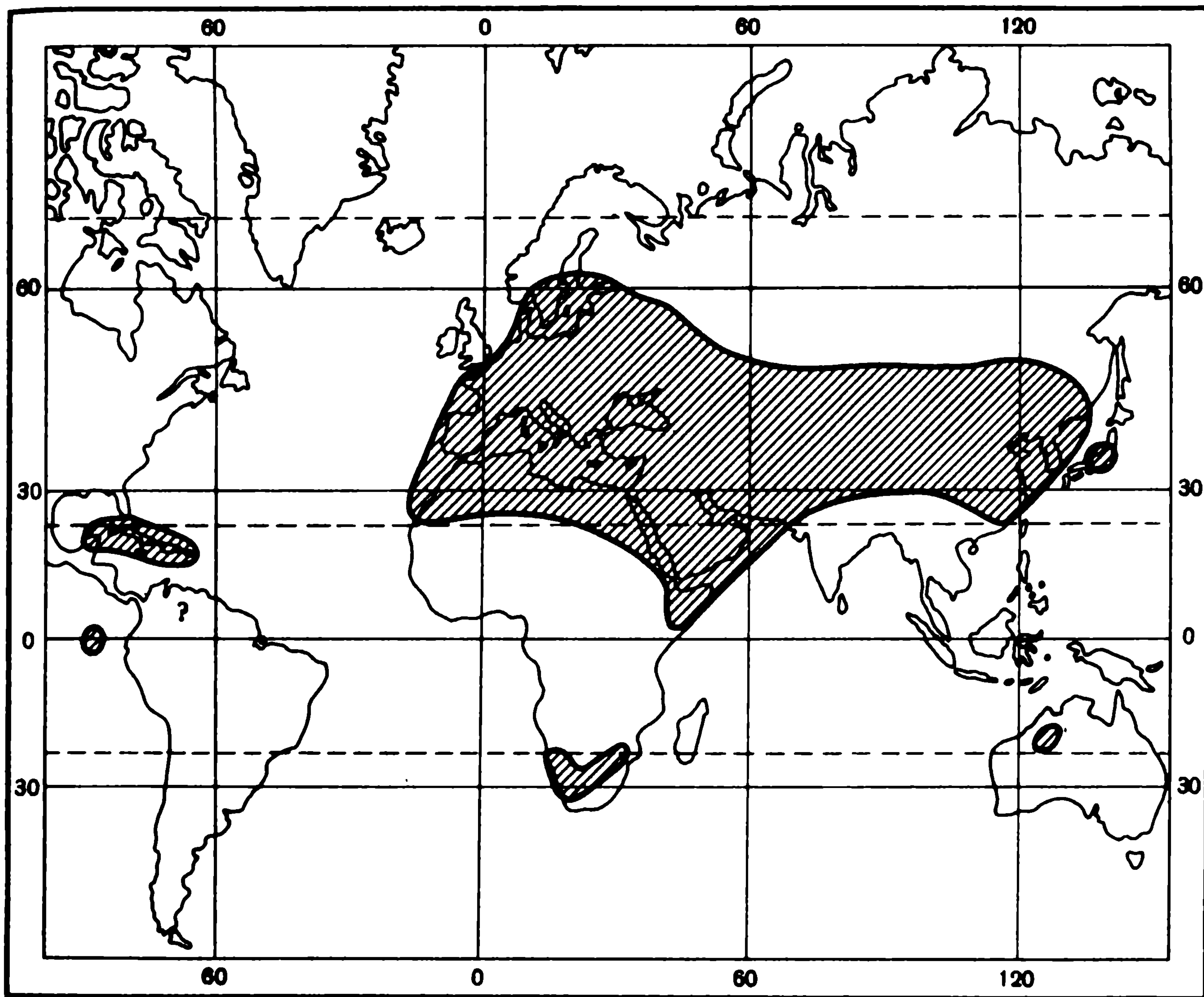


Рис. 3. Ареал рода Sphingonotus Fieb.

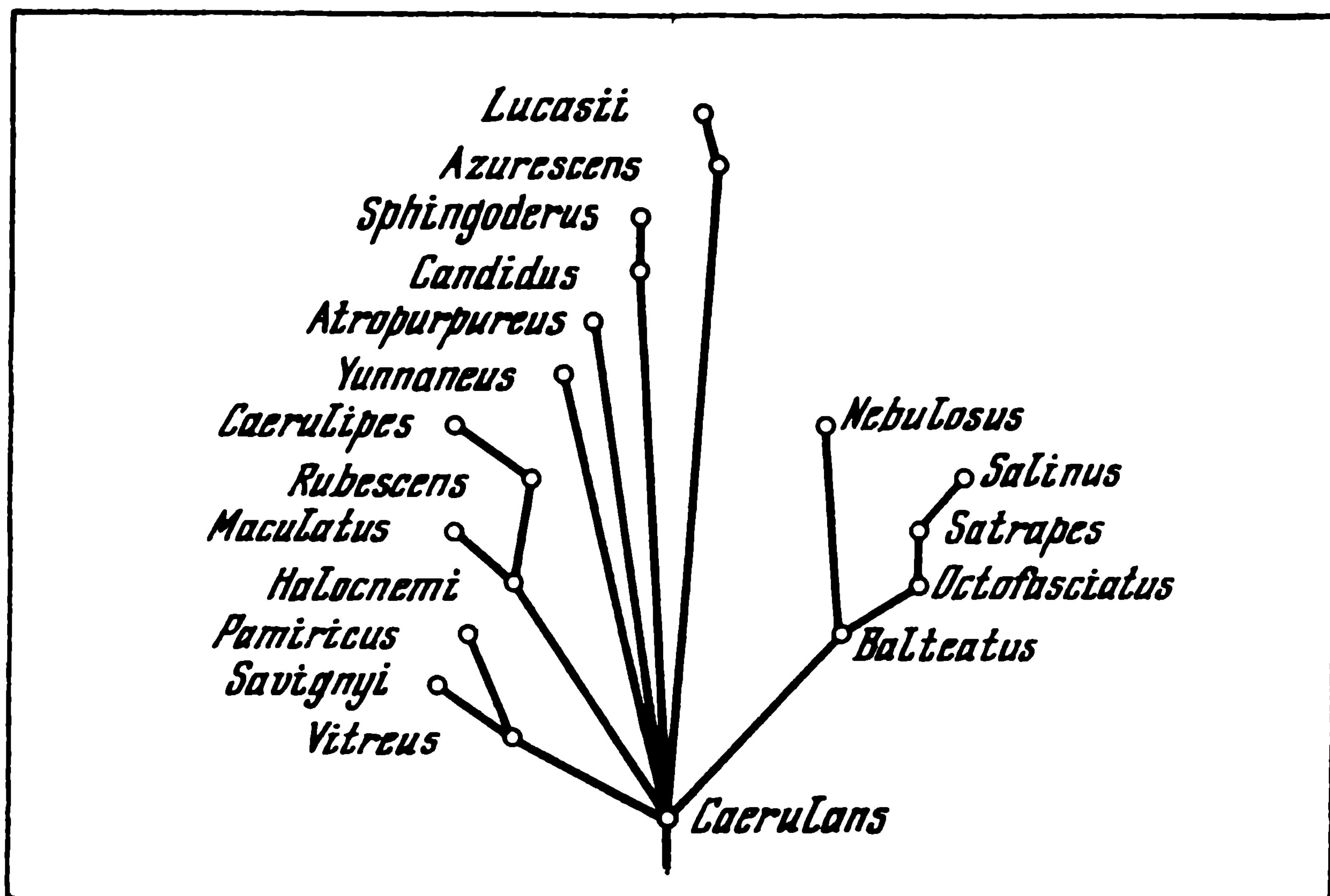


Рис. 4. Схема филогенетических отношений видовых групп внутри рода Sphingonotus Fieb.

в Судане, в Монголии и в Китае. К этой группе, по-видимому, принадлежит и очень специализированный вид S.erythropterus Sjöst, живущий в Северо-Западной Австралии (Sjöstedt, 1921, 1935).

Группа Rubescens, представленная в Средней Азии двумя видами, тоже имеет современный центр многообазия в Западной Азии при очень большом ареале — от островов Зеленого Мыса до Монголии.

Группа Lucasii имеет в Средней Азии один вид: S.eurasius Mistsch.; ее современный центр многообразия в Северной Африке, хотя отдельные представители обитают на Кипре, на Кавказе, в Нижнем Поволжье, в Западном Пакистане и в Южной Африке.

Группа Caerulipes, распространенная главным образом в Западной Азии и имеющая своих представителей на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Северном Казахстане, в Монголии и в Сомали, представлена в Средней Азии двумя видами. В группе Nebulosus всего один вид S.nebulosus (F. -W.), который обитает на юго-востоке европейской части СССР, на севере и юге Казахстана, в Закавказье, в Малой и Средней Азии, в Иране, на севере Афганистана, Западном Пакистане и на западе Монголии.

Группа Octofasciatus, объединяющая два вида, причем оба они встречаются в Средней Азии, широко распространена в Северной Африке, в Передней и Средней Азии и в Закавказье.

Группа Salinus состоит только из одного вида S.salinus (Pall.), встречающегося в Нижнем Поволжье, на Кавказе, в Северном Казахстане, в Средней Азии и в Западном Китае.

Группа Satrapes, объединяющая два вида, из которых один живет в Средней Азии, распространена в Закавказье, в Передней и Средней Азии.

В Средней Азии отсутствуют представители следующих видовых групп рода Sphingonotus Fieb.: Yunnaneus, Atropurpureus, Candidus, Azurescens, Caerulans и Balteatus. Большинство этих групп имеют очень ограниченные ареалы и распространены главным образом или в Северной Африке, или в Южной Европе, или же в Южной Азии.

Особый интерес представляет отсутствие в Средней Азии видов группы Caerulans, наиболее примитивной из всего рода Sphingonotus Fieb. и наиболее широко распространенной. Ее представители обитают на Галапагосских островах, в Мексике, на Больших Антильских и Канарских островах, в Европе, на некоторых средиземноморских островах, на Кавказе, в Малой Азии, Северо-Западном Иране, Кашмире и в Гималаях, на юге Восточной Сибири, в Монголии и Корее, в Северном и в Центральном Китае. Исходя из современного географического распространения группы Caerulans и приняв во внимание обширные геоисторические данные можно с большой степенью вероятности восстановить главнейшие пути ее расселения.

Как было показано выше, род Sphingonotus Fieb. несомненно возник в южном полушарии в одном из пунктов древнего Гондванского материка, скорее всего в Африке, где местами сохранились палеозойские или древнемезозойские, т.е. домеловые, суши. Подобные суши существуют в Южной Африке, где формации Двика и Карроо представляют собою мощные континентальные отложения, идущие от палеозоя до наших дней (Marloth, 1908; Kober, 1921), в Восточной Африке и, наконец, в Центральной Сахаре, в районе возвышенностей Ахаггара, Тассили и Тибести (Suess, 1901).

Согласно данным М.Г Попова (1927) о развитии пустынных форм покрытосемянных и некоторых голосемянных растений, можно сделать вывод, что Гондванский материк, по-видимому, в меловом периоде был, хотя бы в

центральных частях, пустынным, а вследствие этого пустынная фауна и флора имели возможность почти свободно расселиться по большей части громадного материка. Поэтому нет ничего удивительного в том, что представители группы Caerulans смогли проникнуть из Африки в Центральную Америку и даже на Галапагосские острова еще до окончательного отделения Южной Америки от Африканского материка, что произошло лишь после эоцена (Wegener, 1922). При этом их путь пролегал, по-видимому, главным образом через Канарские и Большие Антильские острова, где до сего времени живут представители данной видовой группы рода Sphingonotus Fieb. (Mistshenko, 1936)..

Расселение же на северо-восток от Африки шло, по-видимому, через юг Аравии, которая еще в третичный период была соединена с восточным берегом Африки в районе Абиссинии. Кроме того, остров Сокотра и мелкие острова, лежащие между ним и Африкой и представляющие собой остатки вдававшегося далеко на восток побережья Африки, образовались лишь немного раньше третичного периода (Вульф, 1944). По-видимому, этим-то путем и проникли виды группы Caerullans в Северную Индию и в Восточную Азию. В пользу этого говорят ботанические данные, указывающие, что в начале третичного периода суша, лежащая на месте южной части современного Красного моря и его окрестностей, была покрыта ксерофильной флорой (Engler, 1910; М.Г Попов, 1927; Вульф, 1944). Следовательно там имелись благоприятные условия для расселения представителей пустынного рода Sphingonotus Fieb.

Проникновению же на север наземной фауны вообще, а в частности и рода Sphingonotus., в это время мешало море Тетис, которое в меловой и третичный периоды покрывало весь север Сахары, часть Сомали, большую часть Аравии, почти весь Иран, Афганистан, Западный Пакистан, бассейн Инда и равнины Турана.

Последующее постепенное усыхание Тетиса и возникновение прямых связей Африки с Европой и с Передней Азией дали возможность проникнуть, наконец, и туда группе Caerulans. Очевидно, это расселение в основном закончилось раньше, чем Средняя Азия освободилась из-под вод Тетиса, в которую смогли уже проникнуть только более специализированные видовые группы рода Sphingonotus Fieb., возникшие либо в Северной Африке, либо в Передней Азии. Наибольшего же распростанения в Европе группа Caerulans, наверное, достигла после ледникового периода, когда ее представители проникли даже на юг Скандинавии вследствие общей ксеротермизации климата и возникновения пустынных стаций. Последущее же затем развитие в Европе более влажного климата вызвало разрыв сплошного ареала рода Sphingonotus Fieb. на ее территории, где представители группы Caerulans смогли сохраниться только в наиболее ксеротермических стациях.

После заселения Туранской низменности и отрогов обрамляющих ее гор на территории Средней Азии поселелись 21 вид рода Sphingonotus Fieb. Из них 7 видов — среднеазиатские эндемики. Кроме того, 7 видов оказались представленными несколькими подвидами. В результате общее число обитающих в настоящее время в Средней Азии видов и подвидов достигло 35, а эндемичных соответственно — 14.

Как указывалось выше, одна из девятнадцати групп рода Sphingonotus Fieb., а именно Carinatus, выделилась в самостоятельный род Sphingoderus B.-Bien. Кроме того, производными атлантического рода Sphingonotus Fieb. являются также средиземноморские псаммофильные роды Leptopternis Sauss. и Hyalorrhipis Sauss.

II группа. **Плюрирегиональные роды восточного полушария**

[24 рода: Tettigonioidea — 1 (Phaneroptera Serville); Grylloidea — 6 (Gryllopsis Chopard, Turanogryllus Tarbinsky, Modicogryllus Chopard, Melanogryllus Chopard, Pteronemobius Jacobson et Bianki, Gryllotalpa Latreille); Tridactyloidea — 1 (Tridactylus Olivier); Acridoidea — 16 (Ergatettix Kirby, Pyrgomorpha Serville, Chrotogonus Serville, Oxya Serville, Tropidopola Stål, Anacridium Fieber, Eyprepocnemis Fieber, Acrida Linné, Truxalis Fabricius, Gonista I.Bolivar, Aiolopus Fieber, Hilethera Uvarov, Locusta Linné, Oedaleus Fieber, Acrotylus Fieber, Cophotylus Krauss)].

Род Phaneroptera Serv. включает 23 вида, распространенных в Африке, на о-ве Мадагаскар, в Южной Европе и Южной Азии, на островах Индийского океана и в Австралии (Бей-Биенко, 1954; Ragge, 1956). Один вид на севере Европы достигает лесной зоны. Так как почти половина видов встречается в Африке, то род нужно считать эфиопским. Основная жизненная форма, характерная для видов Phaneroptera Serv., — специализированный фитофил. В Среднюю Азию заходят 3 вида.

Род Gryllopsis Chop. Крупный род (55 видов), преобладающее большинство видов которого известны из Африки. В Европе отсутствует. Специализированные виды встречаются в Иране, Афганистане, Индии, на Дальнем Востоке и Японских островах, а также — в Австралии и Новой Зеландии (Chopard, 1967). В Средней Азии зарегистрирован 1 вид — G.terrestris (Sauss.)

Род Turanogryllus Tarb. 18 видов рода распространены на африканском континенте, Аравийском полуострове, в Иране и Афганистане, в Китае, Индии и Пакистане (Chopard, 1967). Наибольшее число видов в Индо-Малайской области. В Средней Азии род представлен одним видом, T.lateralis (Fieb.), эндемичным для Туранской низменности.

Род Modicogryllus Chop. Очень крупный род, включающий не мене 80 видов, из которых преобладающее большинство обитает в тропиках и субтропиках Старого Света. Свыше 30 видов известны из Африки, свыше 20 — из тропической Азии и не менее 15 — из Австралии (Chopard, 1967) До последнего времени считалось, что в Средней Азии обитают 3 вида этого рода: M.frontalis (Fieb.), M.pallipalpis (Tarb.) и M.chivensis (Tarb.) Согласно исследованиям А.В. Горохова (1978а), к ним нужно отнести еще три вида — M.truncatus (Tarb.), M.burdigalensis (Latr.) и M.bucharicus (B.-Bien.), фигурировавшие в каталоге Л. Шопара в качестве представителей рода Tartarogryllus Tarb. M.chivensis (Tarb.) является среднеазиатским эндемиком, а для M.burdigalensis (Latr.) описан из Туркмении особый подвид, границы ареала которого точно не были очерчены (Семенов-Тян-Шанский, 1915). M.bucharicus (B.-Bien.) недавно зарегистрирован в Индии (Bhowmik, 1977)

Род Melanogryllus Chopard, хотя и состоит всего из 5 видов, имеет достаточно широкий плюрирегиональный ареал: один вид его известен из Южной Африки, два — из Индии; один встречается на Дальнем Востоке (Chopard, 1967) В Средней Азии род представлен фиссуробионтом M.desertus (Pall.), который широко распространен на севере Африки и юге Европы, где доходит до степной зоны.

Род Pteronemobius Jac. Еще недавно род считался почти космополитным, оккупировавшим все континенты (Chopard, 1967) Однако теперь доказано, что виды Nemobiinae, обитающие в Новом Свете, должны

быть выделены в самостоятельные роды (Vickery, Johnstone, 1970, 1973). В результате к роду Pteronemobius Jac. следует относить около 65 видов, наиболее обильно представленных в тропических странах Старого Света; больше всего видов в Африке (свыше 20) и в Индо-Малайской области (свыше 15). Характерно, что эндемичные виды имеются на о-ве Мадагаскар, Японских островах и в Австралии. В Средней Азии представлены 2 вида. Ископаемая форма описана из нижнего олигоцена (Zeuner, 1939).

Для всех трех только что рассмотренных родов сверчков характерна единая жизненная форма — фиссуробионты.

Род Gryllotalpa Latr. Объединяет 22 вида, большинство которых живут в тропиках и субтропиках Эфиопской и Индо-Малайской областей; 7 видов встречается в Австралии, 3 — в Средней Азии, 1 — в Европе (Chopard, 1968). Все они типичные роющие геобионты. Ископаемые виды рода известны из нижнего олигоцена (Zeuner, 1939)

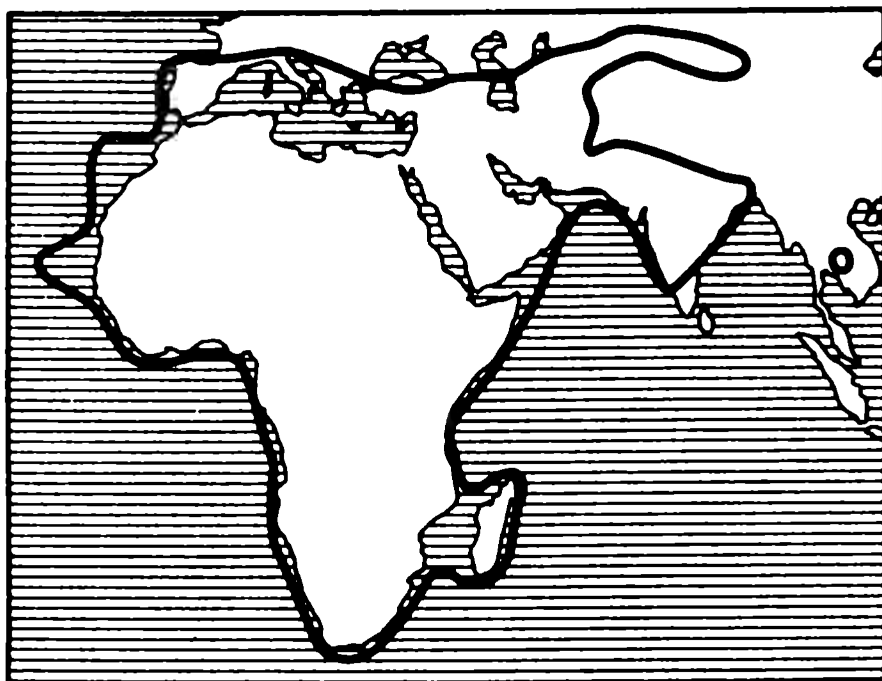
Род Tridactylus Oliv. Подобно тому, как это описано для рода Pteronemobius., род Tridactylus Oliv. считался почти космополитным, встречающимся на континентах обоих полушарий. Последними исследованиями было показано, что североамериканские и южноамериканские виды относятся к особому роду Neotridactylus Günther, специфичному для Нового Света (Günther, 1975). Таким образом, виды Tridactylus Oliv. распространены только в восточном полушарии, преимущественно в субтропических странах. В Средней Азии зарегистрированы три вида. Все они роющие геобионты.

Род Ergatettix Kirby. Известно небольшое число видов, распространенных в Индо-Малайской области. Один из них, E.dorsiferus (Walk.), заходит в южную часть Туранской низменности; он так же, как и другие виды тетригид относится к жизненной форме герпетобионтов.

Род Pyrgomorpha Serv. В настоящее время известно свыше 20 видов этого рода, распространенных преимущественно в Африке и средиземноморских странах; немногие виды известны из СССР и Индии (Бей-Биенко, Мищенко, 1951). Нахождение 21 вида на африканском континенте (Dirsh, 1965) и характер ареала трибы Pyrgomorphini (рис. 5.) указывают на эфиопское происхождение рода. Наличие его представителей на Малайском архипелаге, близких или общих с юго-восточной частью Азиатского материка, говорит о том, что уже в палеогене род Pyrgomorpha Serv. был широко распространен в юго-восточной Азии, так как постоянный архипелаг здесь существует с начала третичного периода, причем соединение с материком прерывалось глубоким морем (Molengraaff, 1921). В Средней Азии распространен один вид — факультативный хортобионт P.conica deserti B.-Bien., тропическое происхождение которого доказывается еще и тем, что он зимует здесь во взрослом состоянии.

Род Chrotogonus Serv. объединяет 8 видов, образующих 2 подрода — Obiacris Kevan и Chrotogonus s.str. Первый из них состоит из африканских видов; ареал второго подрода, включающего 6 видов, занимает большую часть Африки, кроме ее северной части и южной оконечности, Аравийский полуостров и Индостан с о-ом Шри Ланка (рис. 6.). Харктерно, что на о-ве Мадагаскар представители рода Chrotogonus Serv. отсутствуют (Kevan, 1959) В Средней Азии он представлен одним герпетобионтным видом Ch.turanicus Kuthy, обитающим в речных долинах и по берегам озер. Вся триба Chrotogonini, к которой относится данный род, имеет эфиопское происхождение (Kevan, 1959).

Гигрофильный род Oxya Serv. объединяет около 20 видов, живущих главным образом в Индии, на островах Малайского архипелага, в Вос-



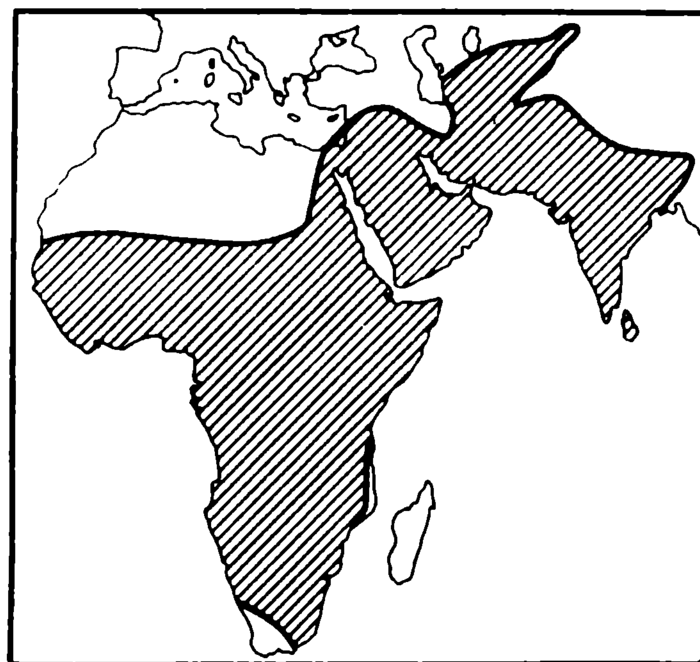


Рис. 5. Ареал трибы Pyrgomorphini (по Kevan, Akbar, 1964)

Рис. 6. Ареал подрода Chrotogonus Serv. (по Kevan, 1959)

точной Азии; один вид в тропической Африке и на о-ве Мадагаскар; один в Северной Австралии; два вида обитают на территории Советского Союза, один из них живет на Дальнем Востоке, другой — заходит из Индии в Среднюю Азию (Hollis, 1971). В целом ареал рода представлен на рис. 7. Этот род принадлежит к трибе Oxyini, имеющей ясные центры современного многообразия в Юго-Восточной Азии с островами и в Австалии. Поэтому род Oxya Serv. должен рассматриваться как род с ясным индо-малайским происхождением. Б.П. Уваров (Уваров, 1927; Uvarov, 1926a, 1928c) считал , что O.fuscovittata (Marsch.) проникла из Индии на территорию Срѐдней Азии еще до того времени, когда возникли среднеазиатские горные хребты и Гималаи, разъединившие ее ареал. Присутствие этого вида в горах Таджикистана на высоте почти в 2000 м (Мищенко, 1951) опровергает данное утверждение и указывает, что O.fuscovittata (Marsch.), по-видимому, смогла проникнуть в Среднюю Азию по долинам рек и в сравнительно недавнее время. В пользу этого говорит широкое распространение O.fuscovittata (Marsch.) почти по всему Пянджу, а также и то обстоятельство, что горные речные долины расположены значительно ниже горных хребтов, которые они пересекают.

В настоящее время известно пять видов рода Tropidopola Stål, обитающих в Южной Европе, в Африке на юге до Нигерии, в Западной и Центральной Азии (один вид достигает Забайкалья) и в Закавказье (Uvarov, 1926a). Род Tropidopola Stål принадлежит к трибе Tropidopolini, для которой саванны тропической Африки являются современным центром многообразия. Таким образом, совершенно очевидно, что этот род имеет ясное эфиопское происхождение. В Средней Азии он представлен одним видом — осоково-злаковым хортобионтом Tropidopola turanica Uv.

Род Anacridium Uv. объединяет 12 видов, живущих в Африке, в Южной Европе, на Кавказе, в Западной и Южной Азии, а также на о-ве Шри Ланка, в Тайланде (рис. 8). На о-ве Мадагаскар и в Австралии представителей этого рода нет (Dirsh, Uvarov, 1953) В Средней Азии обитает один вид — A.aegyptium (L.) Все виды Anacridium Uv. типичные тамнобионты. Род явно эфиопского происхождения. В пользу этого говорят следующие данные: 1) южноазиатские виды рода Anacridium Uv. имеют очень ограниченные ареалы, хотя экологические условия для их распространения здесь вполне благоприятны, что указывает на их относительно недавнее возникнове-

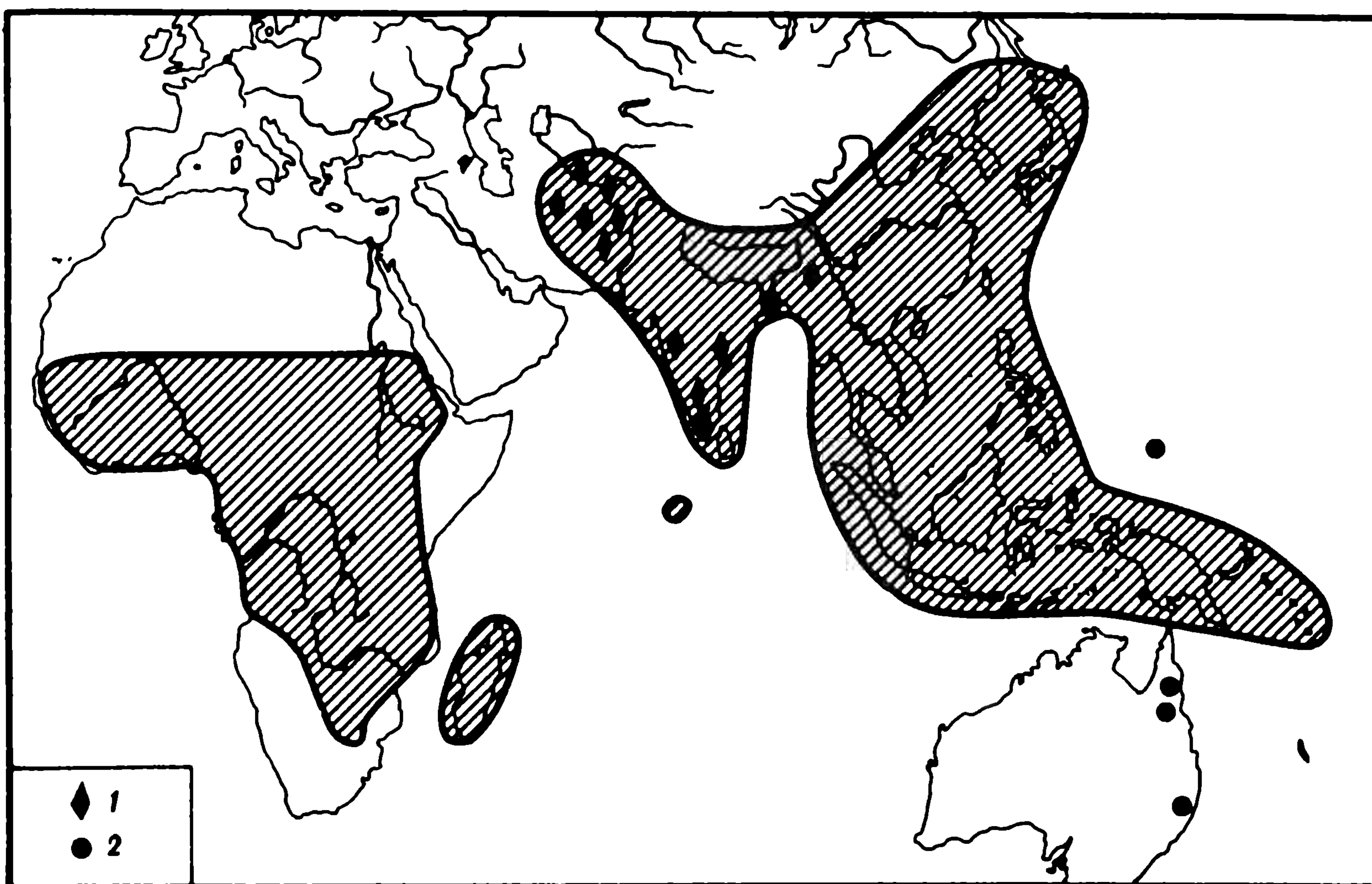


Рис. 7. Ареал рода Oxya Serv. (по Hollis, 1971)
1 — Oxya fuscovittata (Marsch.); 2 — изолированные места обитания рода

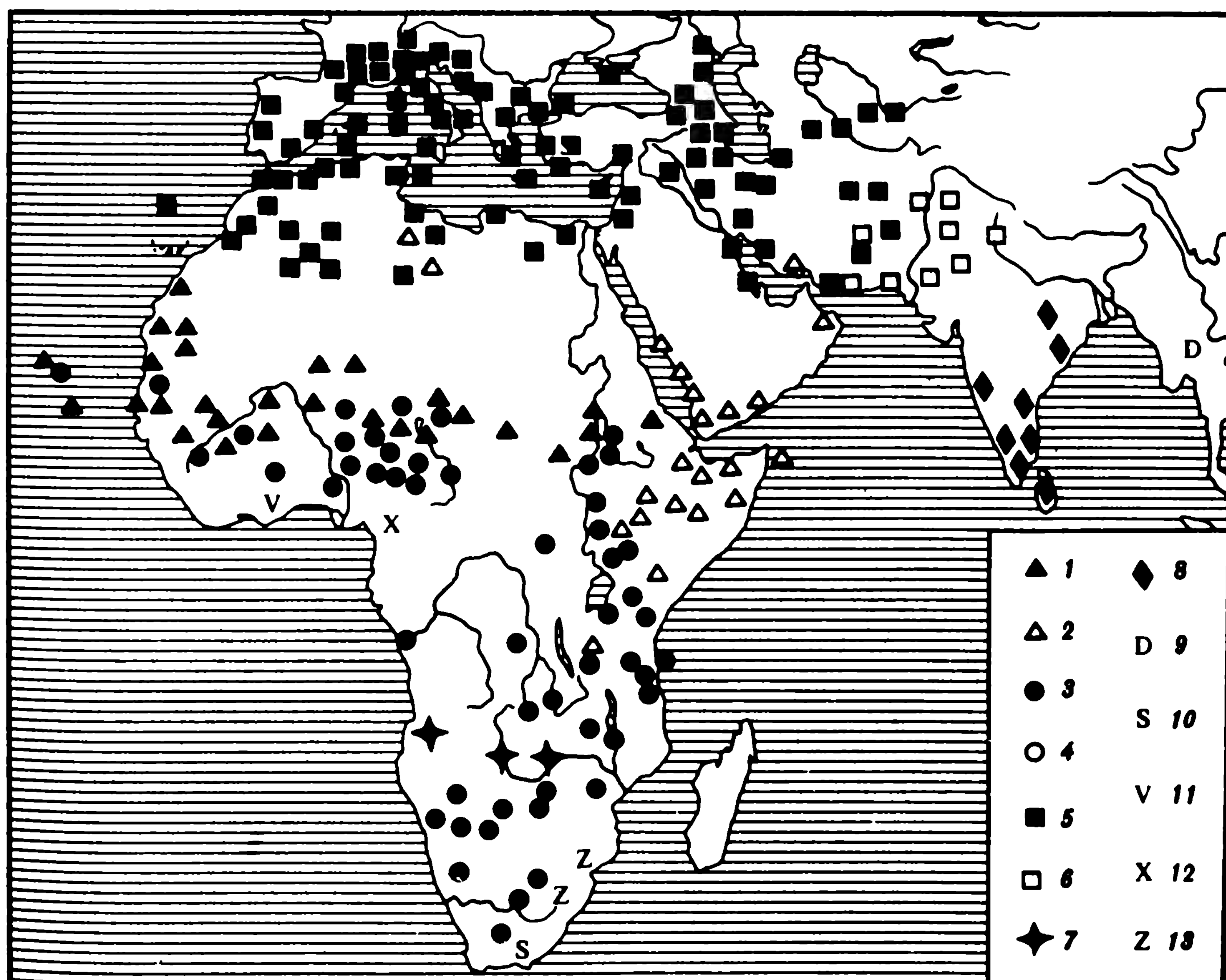


Рис. 8. Ареал рода Anacridium Uv. (по Dirsh, Uvarov, 1953)
1 — melanorhodon melanorhodon (Walk.), 2 — melanorhodon arabafrum Dirsh, 3 — vernerellum (Karny), 4 — moestum (Serv.), 5 — aegyptium (L.), 6 — rubrispinum B.-Bien., 7 — burri Dirsh, 8 — flavescens (Fabr.), 9 — deschauenseei Rehn, 10 — incisum Rehn, 11 — eximium (Sjöstedt), 12 — illustrissimum (Karsch), 13 — rehni Dirsh

ние; 2) все южноазиатские виды рода близки к средиземноморскому виду A.aegyptium (L.); 3) его африканские представители обладают значительно более обширным распространением, указывая тем самым на их более раннее возникновение; 4) его крайняя близость к эндемичному эфиопскому роду Orthacanthacris Karsch., к эндемичному южноаравийскому роду Adromita Uv. и к эндемичному мадагаскарскому роду Rhadinacris Uv. указывает, что предки этих родов обитали именно в Африке, при том тогда, когда она была еще соединена как с Южной Аравией, так и с о-ом Мадагаскар; 5) принадлежность рода Anacridium Uv. к трибе Cyrtacanthacrdini, которая имеет центр современного родового многообразия как раз в Африке. Тропическое происхождение A.aegyptium (L.) подтверждается еще и тем, что этот вид в Средней Азии зимует во взрослом состоянии.

Род Eyprepocnemis Fieb. объединяет 18 видов, широко распространенных главным образом в тропиках и субтропиках Старого Света (Dirsh, 1958). Род принадлежит к трибе Eyprepocnemidini, имеющей современный центр многообразия в Африке. Кроме того, сам род Ľyprepocnemis Fieb. имеет многочисленных представителей также в тропической Африке (Dirsh, 1965). Все это говорит о его эфиопском происхождении. В Средней Азии представлены два вида — тамнобионты E.plorans (Charp.) и E.unicolor Tarb.

Род Acrida L. характеризуется очень широким ареалом, охватывающим всю Африку, Канарские о—ва, острова Зеленого мыса, о-в Мадагаскар, южную часть Европы, все острова Средиземного моря, южную часть Азии вплоть до Японских островов, весь Индийский полуостров, Малайский архипелаг и Австралию (рис. 9.). В пределах этого ареала выявлено 23 вида (Dirsh, 1949, 1954). В Средней Азии род представлен одним — осоково-злаковым хортобионтом A.oxycephala (Pall.). Преимущественное распространение видов рода Acrida L. в тропических и субтропических областях Старого Света, обилие видов в Африке (10 видов), а также наличие эндемиков на о-ве Мадагаскар и островах Зеленого Мыса указывают на то, что род возник, по-видимому, на одной из древнейших суш — Гондванском материке, частью которого является современная Африка (Arldt, 1919). Проникновение в Австралию из Восточной Азии предков современных австралийских видов могло осуществляться через острова Малайского архипелага. Отделение этих островов от Азиатского материка закончилось только в конце третичного периода или в начале четвертичного (Molengraaff, 1921).

Род Truxalis Fabr. широко распространен в Африке, за исключением ее юго-западной и южной частей; в Европе он встречается в южной части Пиренейского, Апеннинского и Балканского полуостровов. В азиатской его части ареал рода охватывает страны Среднего Востока, п-ов Индостан, о-в Шри Ланка, Бирму, Тайланд и почти достигает на востоке Тихого океана (рис. 10) Характерно отсутствие рода на о-ве Мадагаскар, Малайском архипелаге и в Австралии (Dirsh, 1951)

В Средней Азии встречается один вид — осоково-злаковый хортобионт T.eximia (Eichw.). Виды рода Truxalis Fabr., связаны в своем распространении преимущественно с злаковыми ассоциациями и являются типичными представителями саванной фауны. Большинство видов рода в северо-западной части Африки и на юго-западе Аравийского полуострова. В азиатской части ареала встречаются всего только пять действительно азиатских видов (Dirsh, 1951). Таким образом, современными центрами видового многообразия рода являются: район низовья Нила и области, расположенные вокруг Красного моря. Наличие указанных двух центров

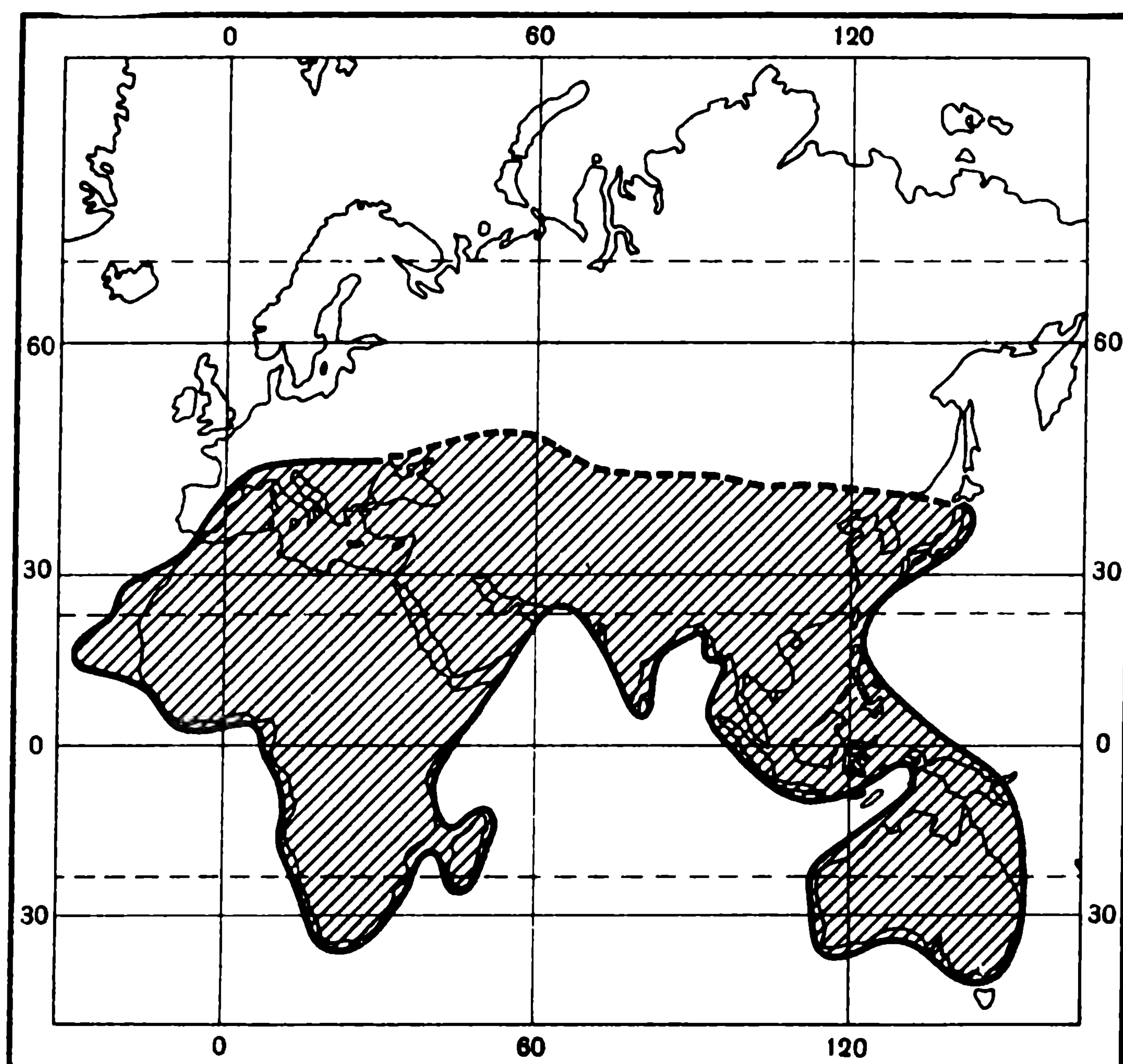
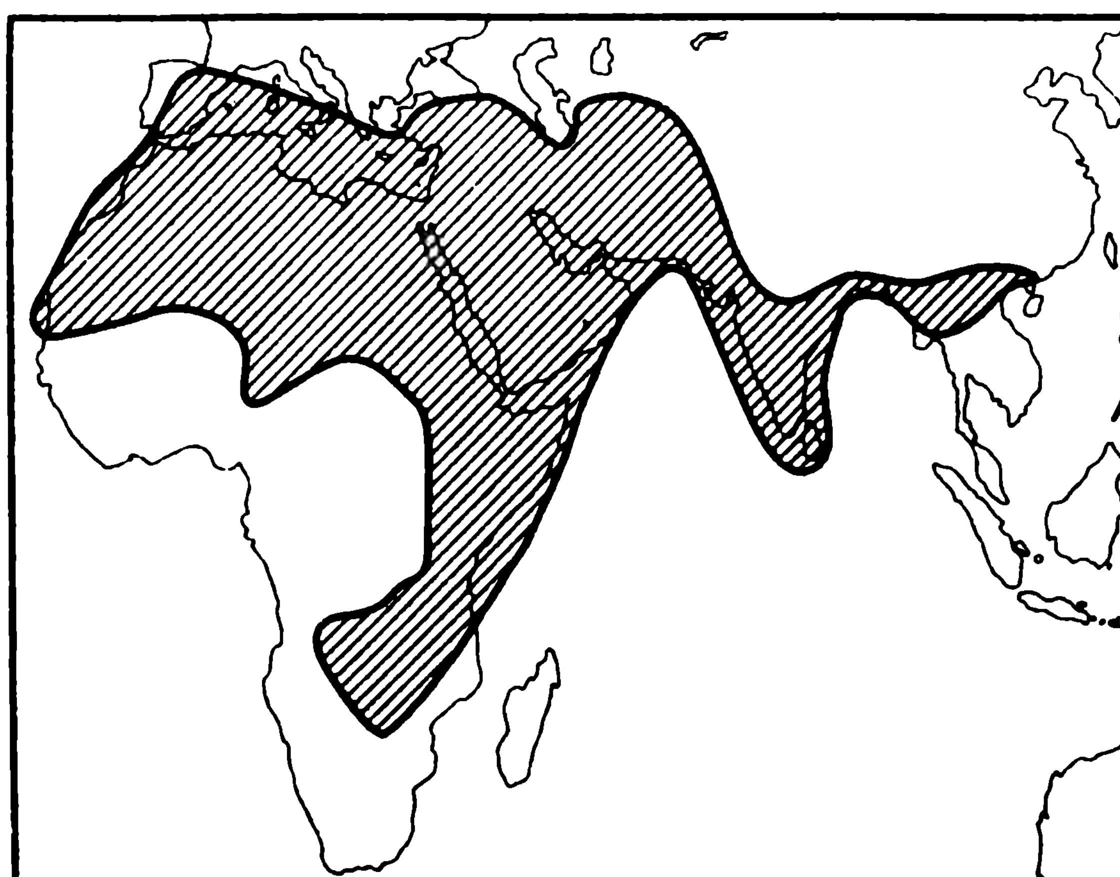


Рис. 9. Ареал рода Acrida L. (по Dirsh, 1954)


Рис. 10. Ареал рода Truxalis Fabr. (по Dirsh, 1951)

в Северо-Восточной Африке и в Юго-Западной Азии, которые до окончательного образования красноморской щели, т.е. до начала плейстоцена (Blanckenhorn, 1914), представляли собою почти единую сушу, заставляет предполагать, что род Truxalis Fabr. возник именно в этом районе, а не в Южной Африке, как считал Уваров (Uvarov, 1938). В пользу этого говорят следующие соображения. Этот район с эоцена и до половины миоцена отличался влажным климатом, обеспечивавшим возможность произрас-

тания тропической и субтропической лесной растительности (Unger, 1858; Schuster, 1910; Kräusel, Stromer, 1924; Seward, 1935; Вульф, 1944). Согласно Вульфу (1944), из этой-то растительности позднее и развились саванны, путем ее приспособления к более ксеротермическим условиям, наступившим в этом районе после миоцена (Kreichgauer, 1902; Köppen, Wegener, 1924). Truxalis eximia (Eichw.) в условиях Средней Азии зимует во взрослом состоянии, что указывает на южное происхождение этого вида, который до последнего времени не потерял наследственный ритм своего развития.

Гигрофильный род Gonista I.Bol. содержит около 5 видов, распространенных в Закавказье, на юге Средней Азии, в Иране, Афганистане и в Юго-Восточной Азии. Этот род крайне близок к роду Gelastorhinus Br.-W., представители которого живут главным образом в Юго-Восточной Азии (включая и Малайский архипелаг). Вследствие этой близости род Gonista I.Bol. необходимо признать родом, имеющим ясное индо-малайское происхождение. Б.П. Уваров (1927; Uvarov, 1928c) считает, что в Средней Азии G.sagitta (Uv.) является реликтом, проникшим туда до возникновения Гималаев и других среднеазиатских хребтов. Географическое распространение рода Gonista I.Bol. и наличие в Иране G.rotundata Uv., вида, близкого к G.sagitta (Uv.), противоречат этому утверждению, так как налицо сплошной ареал обитания этого рода. Кроме того, G.sagitta (Uv.) живет не только в Средней Азии, а еще в Закавказье, на севере Ирана и севере Афганистана, что также указывает на относительно недавнее появление этого вида на среднеазиатской территории. Подобно тому, как это имело место в двух предыдущих родах, виды рода Gonista I.Bol. являются осоково-злаковыми хортобионтами.

Род Aiolopus Fieb. Считалось, что к этому роду относится около 20 видов, однако часть форм, описанных в качестве самостоятельных видов, теперь сведена в синонимы или переведена в ранг подвидов. В результате видовой статус сохранен только для 7 форм (Hollis, 1968). Из них 5 видов встречаются в Африке: 2 обитают только на этом континенте, а 3 широко распространены в субтропиках и тропиках Старого Света, причем северные границы их ареалов заходят в Туранскую низменность. Особый интерес представляет A.thalassinus (Fabr.). Этот вид отличается наиболее широким ареалом; при этом он распадается на 4 подвида, из которых один распространен на островах Малайского архипелага и в Австралии, и один — на островах Тихого океана (Норфольк, Новые Гебриды, Самос и др.) (рис. 11) Важно подчеркнуть, что в Средней Азии помимо широко распространенных видов рода Aiolopus Fabr. обитает еще эндемичный для Туранской низменности вид — A.oxianus Uv. Характерное распространение видов дает основание предполагать, что центром возникновения рода Aiolopus Fabr., по-видимому, следует признать Африканский континент. Нахождение одного из представителей Aiolopus Fabr.- в Австралии (рис.11) говорит о том, что он мог проникнуть сюда из Азии через Малайский архипелаг, который окончательно отделился от Азиатского материка только в конце третичного или в начале четвертичного периода. Тропическое происхождение среднеазиатских видов рода Aiolopus Fieb. доказывается еще и тем, что они в условиях Средней Азии зимуют во взрослом состоянии. По своей жизненной форме виды рода Aiolopus Fieb. факультативные хортобионты.

Род Hilethera Uv. близок к роду Aiolopus Fabr. и распространен от Судана через Аравийский полуостров по всей Западной Азии до Пенджаба (Uvarov, 1925). Он объединяет шесть видов, из которых один, H.turanica

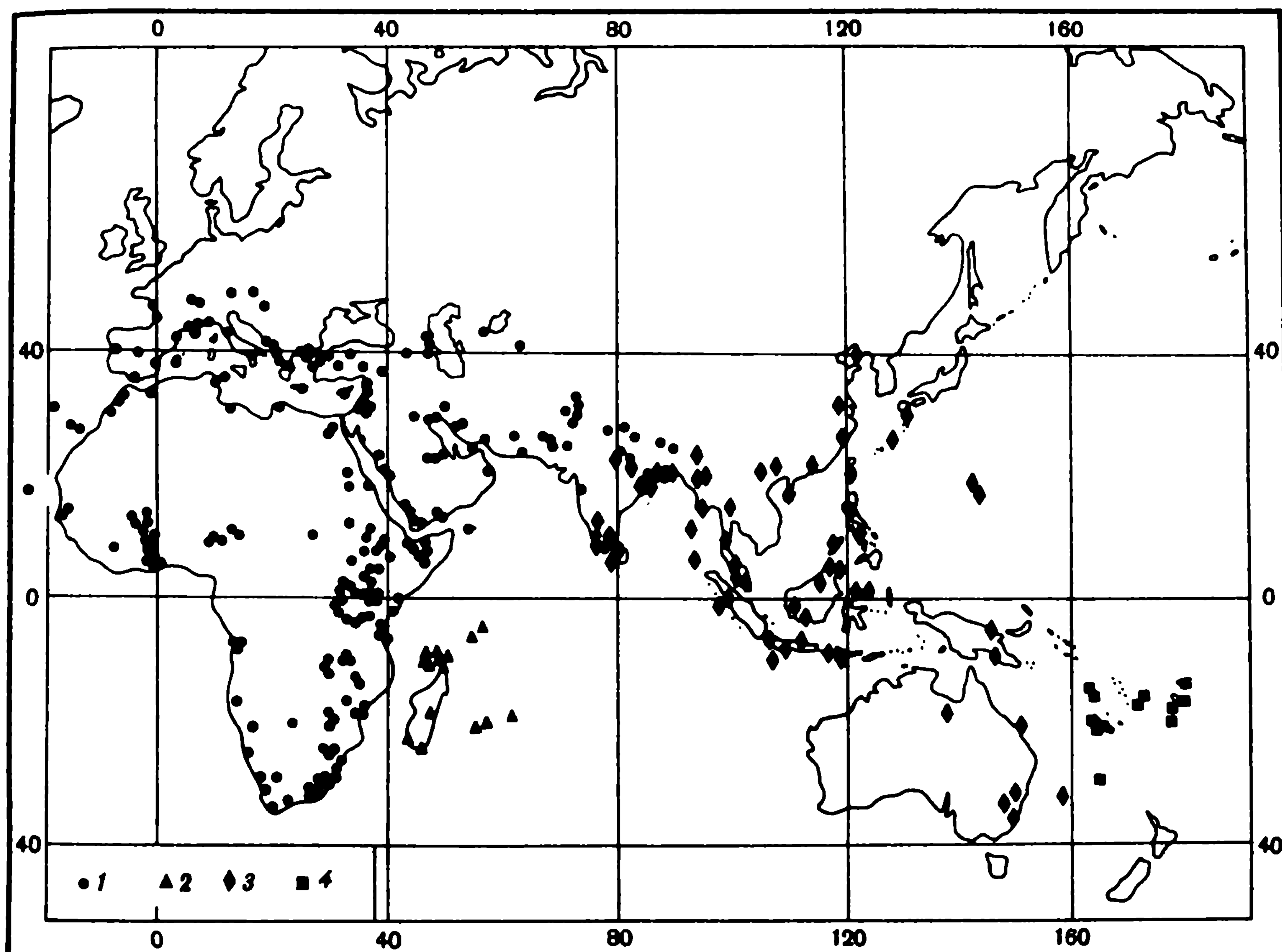


Рис. 11. Географическое распространение Aiolopus thalassinus (Fabr.) и его подвидов (по Hollis, 1968)

1 — thalassinus (Fabr.), 2 — rodericensis (Butl.), 3 — tamulus (Fabr.), 4 — dubius Willemse

Uv., является туранским субэндемиком. Крайняя близость видов рода Hilethera Uv. k Aiolopus simulatrix (Walk.) говорит о том, что этот род тоже эфиопского происхождения. Тропические связи среднеазиатского вида доказываются и тем, что Hilethera turanica Uv. в Гиссарской долине зимует во взрослом состоянии.

Монотипический род Locusta L. населяет Африканский континент, о-в Мадагаскар, Западную Европу, Юго-Восточную Азию с островами, Северную Австралию и Новую Зеландию. Его эфиопское происхождение подтверждается близостью к эндемичному эфиопскому роду Locustana Uv. По своей жизненной форме Locusta migratoria L. перелетный мигрант, способный к длительным перелетам. В пределах ареала вид распадается на 3 подвида. Среднюю Азию оккупирует основной подвид, встречающийся здесь как в одиночной, так и в стадной фазе. В Европе перелетная саранча является реликтом послеледниковых теплых степей (Harz, 1962).

Род Oedaleus Fieb. включает в себя свыше 20 видов, преобладающее большинство которых (не менее 16) встречается в Африке. Несколько видов распространены в Южной Азии и Австралии; один вид заходит в Южную Европу, где проникает до степной зоны. В Средней Азии присутствуют 2 вида, широко распространенные в пределах ареала рода; это подпокровные геофилы O.decorus (Germ.) и O.senegalensis (Krauss.). Наличие в Восточной Азии нескольких очень близких между собой видов, в то время как эфиопские виды обладают прекрасными видовыми признаками, говорит о том, что восточноазиатские виды, по-видимому, более

молодые и произошли от вида или видов, проникших в Азию с Африканского материка. Кроме того, род Oedaleus Fieb. близок к эфиопскому роду Locustana Uv. и к роду Gastrimargus Sauss., тоже имеющему современный центр многообразия в Африке. Крайняя близость между указанными родами и их географическое распространение указывают не только на эфиопское происхождение этих родов, но и на то, что именно в Африке протекала эволюция этой группы саранчовых.

В настоящее время известно около 40 видов рода Acrotylus Fieb., из которых не менее 35 встречаются в Африке (Johnston, 1956; Dirsh, 1965); три вида заходят в Европу и Западную Азию, один — живет в Индии и на о-ве Шри Ланка. В Средней Азии род представлен одним эремобионтным видом Acrotylus insubricus (Scop.). Географическое распространение и наличие современного многообразия в Африке указывает на то, что род Acrotylus Fieb. эфиопского происхождения. Близость же к роду Sphingonotus Fieb. говорит о его отдаленном атлантическом родстве. Южное происхождение подтверждается еще и тем, что в Средней Азии у A.insubricus (Scop.) зимуют личинки и взрослые особи.

Небольшой род Cophotylus Krauss включает в себя всего шесть видов, из которых один распространен в Судане, другой — на Аравийском полуострове, третий — в Южном Иране, четвертый — в Афганистане, пятый — в Пакистане, а шестой, C. decorus B.-Bien., описан с Западного Памира (Бей-Биенко и Мищенко, 1951).

III группа. **Древнесредиземноморские роды**

[28 родов: Tettigonioidea — 3 (Saga Charpentier, Medecticus Uvarov, Platycleis Fieber); Grylloidea — 2 (Tartarogryllus Tarbinsky, Eremogryllodes Chopard); Acridoidea — 23 (Asiotmethis Uvarov, Dericorys Serville, Calliptamus Serville, Thisoicetrinus Uvarov, Egnatioides Vosseler, Egnatius Stål, Ochrilidia Stål, Duroniella I.Bolivar, Pararcyptera Tarbinsky, Ramburiella I.Bolivar, Dociostaurus Fieber, Notostaurus Bey-Bienko, Eremippus Uvarov, Euchorthippus Tarbinsky, Stenobothrus Fischer, Epacromius Uvarov, Pyrgodera Fischer-Waldheim, Celes Saussure, Mioscirtus Saussure, Pseudoceles I.Bolivar, Sphingoderus Bey-Bienko, Leptopternis Saussure, Hyalorrhipis Saussure)].

Род Saga Charp. Из 12 видов 11 встречаются в Средиземноморской области. Двенадцатый вид, Saga pedo (Pall.), — обитатель евразиатских степей; на востоке его ареал достигает Западной Сибири (Kaltenbach, 1964, 1967). Всем видам рода присуща жизненная форма фитофильных засадников. Род Saga Charp. относится к подсемейству Saginae, отличающемуся плюрирегиональным ареалом. Роды, входящие в его состав, образуют три группы: первая из них состоит из трех родов (Clonia Stål, Hemiclonia Kirby, Peringuella Sauss.), живущих в южной половине Африки; во вторую входит палеарктический род Saga Charp.; третью группу образуют три австралийских рода (Hemisaga Sauss., Miosaga Sauss., Terpandrus Stål.) (Kaltenbach, 1964). Таким образом, средиземноморский род Saga Charp. несомненно палеотропического происхождения.

Род Medecticus Uv. выделен Б.П. Уваровым (1912) из состава транспалеарктического рода Dectisus Serville. Один вид, подпокровный геофил M.assimilis (Fieb.), распространен в Малой Азии, Сирии, Ираке, Иране, Армении, Грузии, Предкавказье и Азербайджане; в Средней Азии обитает

на юге Туранской низменности и в Копетдаге. Другой вид, M.goliaph Uv. известен из Израиля (Buxton, Uvarov, 1924).

Род Platycleis Fieb. (s.str.) объединяет около 20 видов, половина которых встречается в Средиземноморье (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова, Сицилия, Малая Азия, североафриканское побережье Средиземного моря) (Zeuner, 1941; Ramme, 1951). Среди европейских видов один, P.grisea (Fabr.), на севере достигает Латвии; есть виды, обитающие в Северо-Западной Индии. Для центральноазиатских пустынь виды рода Platycleis Fieb. не характерны (Чогсомжав, 1975, 1977). В Средней Азии зарегистрировано 8 видов; из них четыре имеют нормально развитые крылья, а остальные с недоразвитым летательным аппаратом. Длиннокрылые виды P.intermedia (Serv.), P.escalerai I.Bol., P.affinis Fieb. и P.fatima Uv. являются факультативными хортобионтами; из них три первых имеют широкие ареалы, начинающиеся еще в Средиземноморье, а четвертый турано-иранский эндемик. Ареалы короткокрылых видов P.alexandra (Uv.), P.sogdiana Mistsh., P.pamirica (Rme) и P.meridiana Stol., небольшие, лежащие в пределах отдельных горных хребтов Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Характерно, что короткокрылые виды уже не факультативные хортобионты; по габитусу они скорее приближаются к травоядным хортобионтам. Согласно палеонтологическим находкам, род Platycleis Fieb. уже в нижнем миоцене существовал на Балканском полуострове (Zeuner, 1939).

Род Tartarogryllus Tarb. был установлен в качестве монотипного для Gryllus tartarus Sauss., описанного из Зеравшанской долины (Тарбинский, 1940). Позднее было показано, что ареал вида выходит за пределы Средней Азии и что вид образует два подвида: в Средней Азии распространен основной подвид, на Северном Кавказе, в Дагестане и Грузии обитает T.tartatus obscurior (Uv.), который на юге заходит в Иран, а на западе достигает Ирака и Сирии (Uvarov, 1934; Правдин, 1975б). Затем к рассматриваемому роду стали относить еще 10—12 видов (Chopard, 1967). Как указывалось выше, по данным А.В. Горохова (1978а), из этого числа три вида должны быть перенесены в род Modicogryllus Chop., а T.turanicus (B.-Bien.) не может считаться самостоятельным видом, так как это название является синонимом Modicogryllus frontalis (Fieb.). Таким образом, объем рода, а следовательно, и его ареал пока остаются не уточненными, так как еще для девяти видов, относимых в каталоге Л. Шопара к Tartarogryllus Tarb., необходимо установить их родовой статус.

Род Eremogryllodes Chop. составляет специализированную трибу, Bothriophylacini в подсемействе Mogoplistinae. Род включает 9 видов, известных из Израиля, с Аравийского полуострова, из Ирана и Афганистана, а также из Средней Азии, где встречаются два вида (Miram, 1930, 1934; Chopard, 1968). Оба среднеазиатских вида типичные ботробионты. Один из них, E.semenovi Mir., в окрестностях Ашхабада обитает в норах большой песчанки, степной черепахи и ушастого ежа; в культурной полосе нередок в норах тонкопалого суслика на закрепленных песках (Власов, 1937; Власов, Мирам, 1937). На северо-западе, с норами песчанок доходит до Каракалпакского Устюрта (Столяров, 1966), а на северо-востоке, с норами сусликов — до юго-восточного берега оз. Балхаш. За пределами СССР известен из Шахруда в Иране. Другой вид, E.vlasovi (Mir.), в южной части центральных Каракумов тяготеет к рыхлым, подвижным пескам, где встречается в норах тонкопалого суслика и большой песчанки (Miram, 1930, 1934).

Род Asiotmethis Uv. В настоящее время известно 9 видов этого рода, распространенных в Малой Азии, на Балканском полуострове, в степях

европейской части СССР и Западной Сибири, в Казахстане, в Средней Азии и в Иране (Шумаков, 1949). В Средней Азии встречаются три вида, из которых два эндемичны: A.similis B.-Bien. и A.heptapotamicus (Zub.). Географическое распространение рода Asiotmethis Uv., а также обитание шести его видов в Восточном Казахстане и в Средней Азии указывают, что он возник, по-видимому, на территории Туранской низменности и должен поэтому рассматриваться как ее древний автохтонный элемент. В пользу этого говорит наличие именно в Средней Азии нескольких родственных родов, как например, Pezotmethis Uv., Melanotmethis Uv. и другие. Отсюда род Asiotmethis Uv. проник в Малую Азию, по-видимому, через Кавказ, где живут два вида этого рода, из которых A.muricatus (Pall.) является видом, общим для обеих фаун, а A.turritus (F.-W.), с одной стороны, близок к среднеазиатскому виду A.heptapotamicus (Zub.), а с другой — к турецкому — A.limbatus (Charp.).

Род Dericorys Serville объединяет около двенадцати видов, распространенных в пустынных стациях на Канарских островах, в юго-восточной части Пиренейского полуострова, в Северной Африке, на Кавказе, в Передней и Средней Азии. Большинство видов имеют небольшие ареалы, но один — D.albidula Serv. широко распространен в пустынной зоне от Северной Африки через Западную Азию до Пакистана и Джунгарии. В Средней Азии три вида: это тамнобионты, которые держатся на деревьях, кустарниках и кустарничках, преимущественно на различных солянках. В пределах рода выделяются два центра многообразия видов: один располагается в Северной части Африканского континента, а другой — в Ирано-Туранской подобласти.

В настоящее время известно тринадцать видов рода Calliptamus Serv., распространенных в Северной Африке с островами, в Средней и Южной Европе, на Кавказе и в Азии, за исключением ее северной и юго-восточной частей. Виды этого рода преимущественно живут на равнине, но некоторые, как например, C.turanicus Tarb., C.italicus (L.) и C.barbarus (Costa) поднимаются высоко в горы — до 3800 м. По мнению Н.Д. Джаго, проводившего ревизию этого рода, Calliptamus Serv. является транспалеарктическим родом (Jago, 1963). С этим нельзя согласиться, так как его ареал лежит в пределах области Древнего Средиземья. При этом большинство входящих в состав рода видов тяготеет к Средиземноморью.

В Средней Азии род представлен четырьмя видами, ареалы которых частично совпадают (рис. 12, 13), но каждый из них имеет свою эколого-географическую специфику. Наибольший ареал у Calliptamus italicus (L.). Он широко распространен в пустынной и степной зонах Евразии, а в Средиземноморье — в зоне маквиса. Его экологическое распределение подчиняется принципу смены местообитаний (Бей-Биенко, 1959; Bey-Bienko, 1959). На юге лесной зоны итальянский прус поселяется на меловых обнажениях с разреженным покровом, а в Средней Азии — в долинах рек, оазисах и предгорьях, почему его называют здесь оазисным прусом. Ареал C.barbarus (Costa) почти полностью лежит в пустынной и полупустынной зонах и в зоне маквиса; при этом на востоке он ограничивается западными отрогами Тянь-Шаня и Памиро-Алая (рис. 12). Ареал C. (Metromerus) coelesyriensis (G.-T.) в основном располагается в пустынной зоне и зоне маквиса. Характерно, что все эти три вида, заходя в горы Средней Азии, образуют эндемичные горные подвиды (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Мищенко, 1952а; Правдин, 1978). Четвертый вид, C.turanicus Tarb., распространен в пустынях Туранской низменности, Ирана и Афганистана (рис. 13) и, по существу, является среднеазиатским эндемиком. Этот вид,

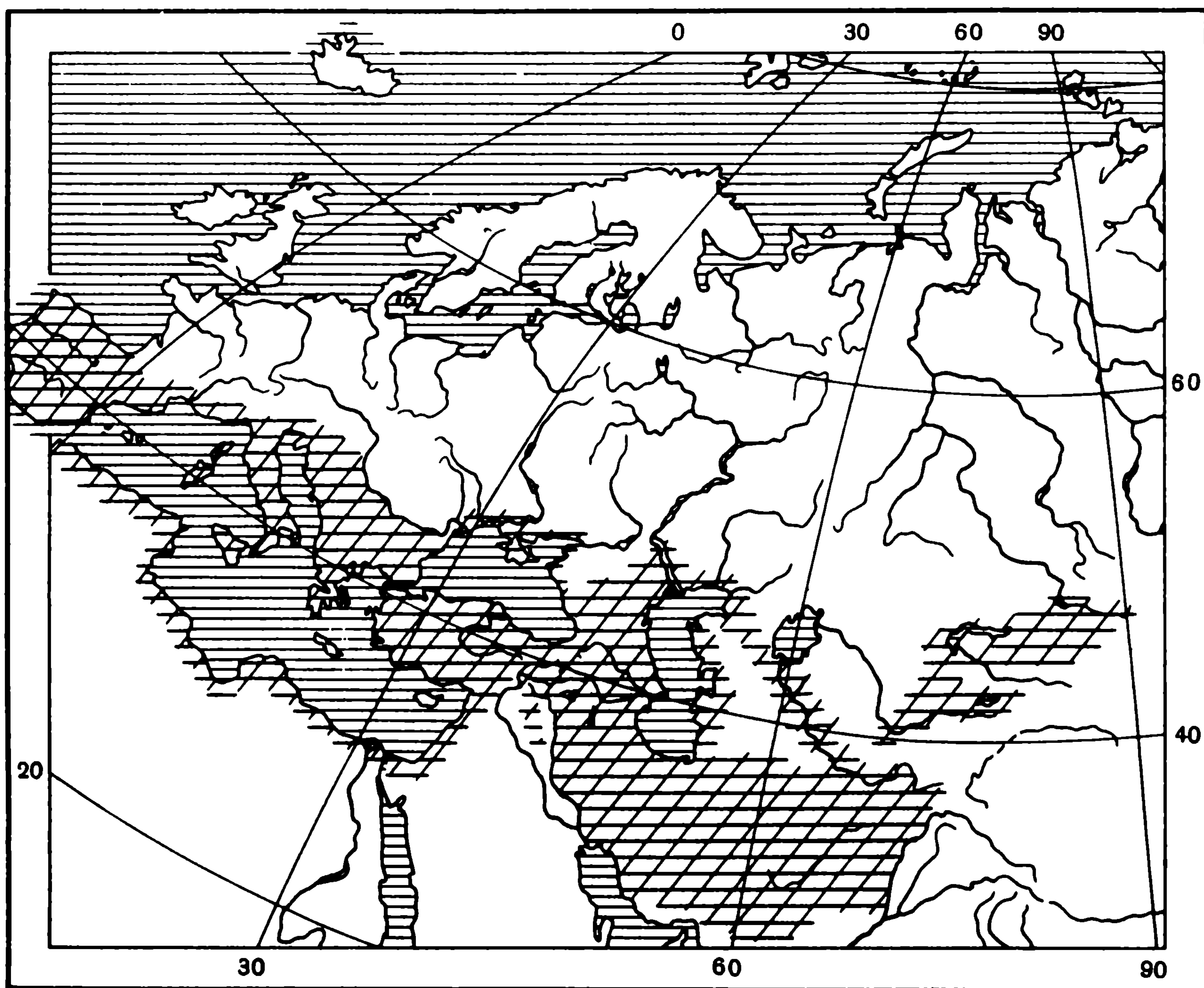


Рис. 12. Ареал Calliptamus barbarus (Costa) (по Jago, 1963)

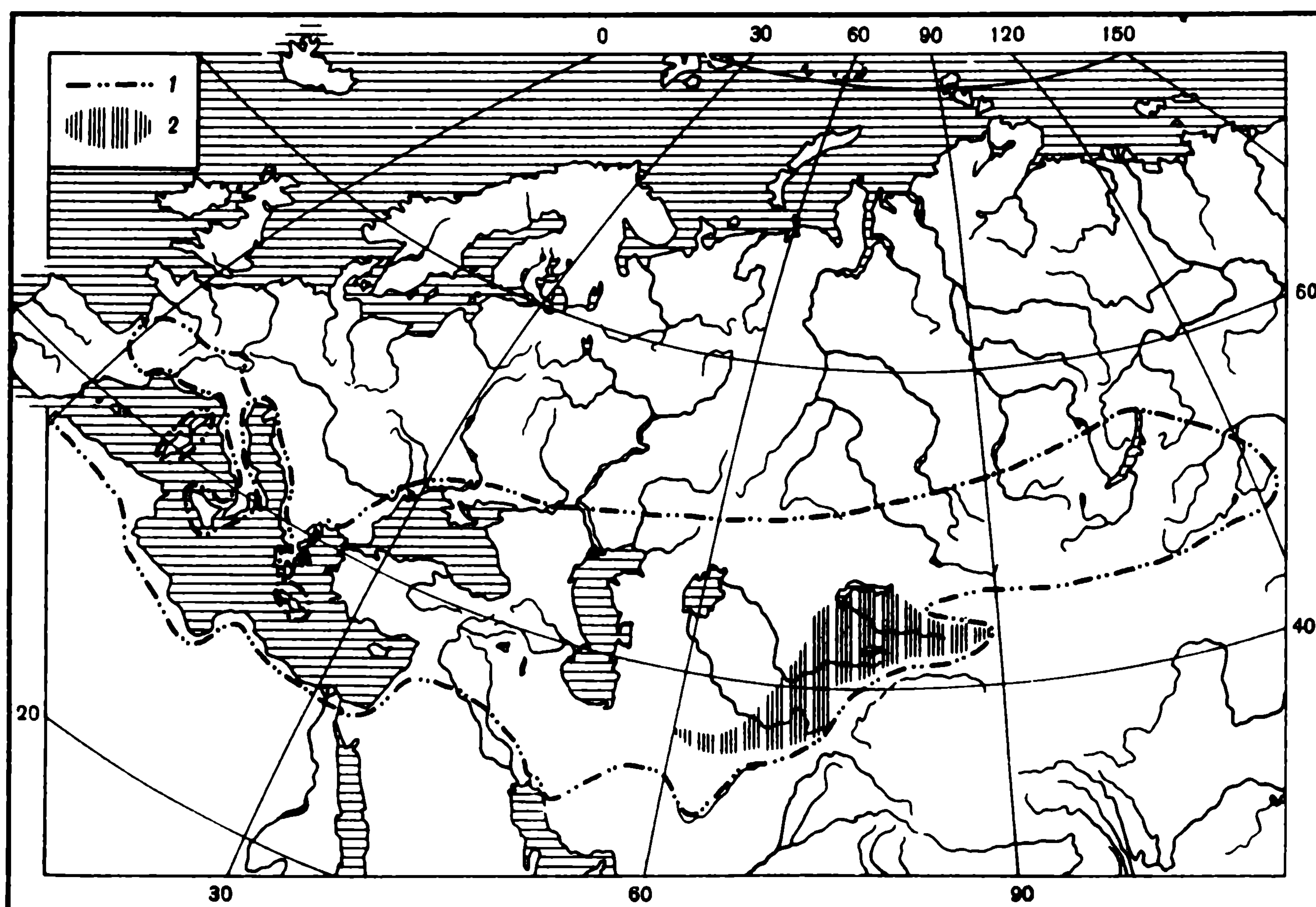


Рис. 13. Ареалы
1 — Calliptamus italicus (L.); 2 — C.turanicus Tarb. (по Jago, 1963)

вероятно, отделился путем географической изоляции от типичного средиземноморского вида C.wattenwylianus (Pant.) (Jago, 1963). Способность представителей рода Calliptamus Serv. к активному передвижению определяется характером их жизненной формы: это или факультативные хортобионты или перелетные мигранты.

Монотипический род Thisoicetrinus Uv. распространен в юго-восточных районах европейской части СССР, на Кавказе, в Передней и Средней Азии, в Иране и Северном Афганистане. Близок к роду Heteracris Walk. Тарбинский (1940) считал его только подродом рода Heteracris Walk. (Thisoicetrus Br.-W.), имеющим центр современного многообразия в Африке. Наличие ясных, но мелких признаков у Thisoicetrinus pterostichus (F.-W.), хорошо отличающих его от всех представителей рода Heteracris Walk., указывает на самостоятельность рода Thisoicetrinus Uv. и в то же время свидетельствует о том, что он совсем недавно отделился от рода Heteracris Walk. Поэтому его необходимо рассматривать как род эфиопского происхождения. По своей жизненной форме Th.pterostichus F.-W. относится к особому варианту тамнобионтов, обладающих сильно развитыми присосками лапок, что позволяет насекомому быстро и ловко передвигаться по вертикальным стволам и стеблям растений.

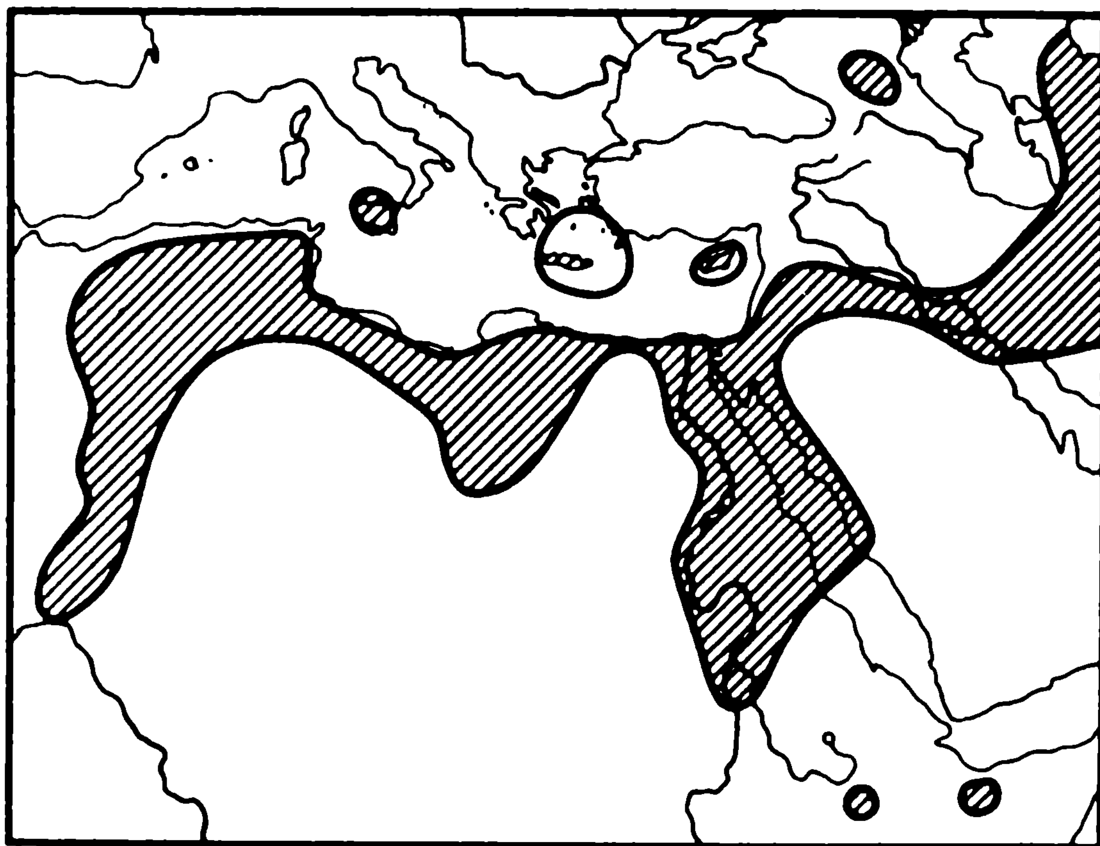
Монотипический род Egnatius Stål представлен в Северном Иране и Средней Азии; на северо-западе доходит до Приволжской возвышенности, на северо-востоке — до Семипалатинска, а на востоке — до Джунгарии.

Род Egnatioides Voss. объединяет семь видов, из которых два распространены в Северной Африке и четыре — в Иране. Один вид, E.desertus Uv., является среднеазиатским эндемиком.

Роды Egnatius Stål и Egnatioides Voss. принадлежат к трибе Egnatiini, имеющей центр современного многообразия родов в Иране и распространенной, кроме Ирано-Туранской подобласти Древнего Средиземья, еще в южном и восточном Средиземноморье, а на востоке доходящей до Джунгарии. Виды, входящие в состав родов Egnatius Stål и Egnatioides Voss, типичные микротамнобионты; в Средней Азии они являются индикаторами пустынных ланшафтов, в которых доминируют кустарнички и полукустарнички на щебнистых почвах (Правдин, 1978).

Род Ochrilidia Stål широко распространен по всей пустынной зоне Африки и Западной Азии (рис. 14). До последнего времени считалось, что он содержит около 30 видов (Salfi, 1931). В работе Н.Д. Джаго (Jago, 1977) число видов рода сводится всего к десяти. Однако автору остались неизвестны два среднеазиатских вида, O.turanica (B.-Bien.) и O.mistshenkoi (B.-Bien.), распространенные на юге Туркмении и в Таджикистане, из которых последний заходит в Северный Афганистан (Bey-Bienko, 1936). Всего в Средней Азии представлено три вида рода Ochrilidia Stål. Все они специализированные фитофилы, проводящие весь цикл развития в кустах злаков. Род принадлежит к группе родов, распространенных преимущественно в африканских саваннах, это: Platypternodes I.Bol., Azarea Uv., Thyridota Uv. и Brachycrotaphus Fieb. Вследствие наличия в африканских саваннах крайне примитивного рода Platypternodes I.Bol. можно предполагать, что вся эта группа, как и род Ochrilidia Stål, возникла именно в Африке. Крайняя же близость рода Ochrilidia Stål к североамериканскому роду Amphitornus McNeill заставляет предполагать, что уже в юрский период, по-видимому, существовали примитивные представители этой группы Acrididae, так как в этот период прекратилась связь между Северной Америкой и Африкой (Wegener, 1922).

Рис. 14. Ареал рода Ochrilidia Stål (по Salfi, 1931)



Род Duroniella I. Bol. включает около 14 крайне близких хортобионтных видов, живущих в Северной Африке, на юго-востоке европейской части СССР, на Кавказе, в Передней, Средней и Центральной Азии (Бей-Биенко, Мищенко, 1951). В Средней Азии представлено наибольшее число видов — пять; из них три вида, D. brachyptera Um., D. gracilis Uv. и D. sogdiana Mistsh., являются среднеазиатскими эндемиками.

Род Pararcyptera Tarb. был выделен из рода Arcyptera Serv. Типом рода послужил вид P. microptera (F.-W.) [Tarbinsky, 1930b). Это злаковый хортобионт, широко распространенный в степной зоне; в южной части своего ареала по степным ассоциациям проходит высоко в горы (Крым, Алтай, Кавказ, горы Средней Азии и Ирана). Вид распадается на 9 подвидов, связанных с определенными горными системами. В Средиземноморье род Pararcyptera Tarb. представлен специализированными видами — на Балканском и Апеннинском полуостровах, в Малой Азии и в Марокко. Хотя в Средиземноморье обитает большая часть видов рода, следует признать, что род Pararcyptera Tarb. возник не здесь, а в Восточной Азии, на территории бывшего Ангарского материка. В пользу этого говорят следующие обстоятельства. 1. Все средиземноморские виды отличаются крайне малыми ареалами, приуроченными только к определенным горным хребтам, что указывает на их недавнее возникновение. 2. Все они очень близки P. microptera (F.-W.) — единственному широко распространенному виду рода и 3. Родственная близость к ангарскому роду Acryptera Serv.

Род Rumburiella I.Bol. объединяет четыре вида и имеет сильно разорванный ареал. Так, R.hispanica (Ramb.) живет на юге Франции, в Испании и в Северо-Западной Африке; R.turcomana (F.-W.) — в Анатолии, в Закавказье, в Нижнем Поволжье, в Средней Азии и Иране; R.bolivari (Kuthy) — на юго-востоке европейской части СССР, в Закавказье, в Малой и в Средней Азии и в Иране; R.foveolata Tarb. — в Средней Азии, Иране и в Пакистане (Тарбинский, 1931в). Близость рода Ramburiella I.Bol. к двум ангарским родам Pararcyptera Tarb. и Acryptera Serv. указывает на ангарское происхождение и этого интересного рода. Особенно ясно видна эта близость в одинаковом строении хориона яиц и кубышек у представителей этих трех родов (Зимин, 1938), что указывает на их близкое физиологическое и анатомическое родство. Все три вида Ramburiella I.Bol., встречающиеся в Средней Азии, являются злаковыми хортобионтами.

В настоящее время известно 12 видов рода Dociostaurus Fieb., распространенных преимущественно в Средиземноморье. В целом ареал рода охватывает Канарские острова, о-в. Мадейра, Северную Африку, Среднюю и Южную Европу, юг Западной Сибири, Переднюю, Среднюю и Западную

Азию; на востоке доходит до Монголии, Западного Китая и Афганистана (Мищенко, 1974а, б). В Средней Азии встречаются 5 видов: из них один, D.maroccanus (Thnb.), перелетный мигрант, а остальные четыре, D.brevicollis (Ev.), D.tartarus [Stshelk.), D.plotnikovi Uv. и D.kraussi (Ingen.) — факультативные хортобионты, способные к активному передвижению. Характерно, что у такого типичного факультативного хортобионта, как Dociostaurus kraussi (Ingen.), в годы массового размножения могут проявляться морфологические черты и поведение, характерные для перелетных мигрантов (Мальковский, 1963). Обычно представители рода Dociostaurus Fieb. обитают на равнине, некоторые из них, например D.kraussi nigrogeniculatus Tarb, поднимаются высоко в горы.

Род Notostaurus B.-Bien. был выделен из рода Dociostaurus Fieb.; ареал его лежит в пределах ареала Dociostaurus Fieb., но сдвинут в сторону Ирано-Туранской подобласти. Известны 4 вида, распространенные на юге европейской части СССР, в степных районах Западной Сибири, в Малой, Передней и Средней Азии. В Средней Азии присутствуют два вида — N. albicornis (Ev.) и N. popovi Mir.; последний эндемичен для юга Таджикистана. Оба вида факультативные хортобионты.

В литературе описано свыше 25 видов рода Eremippus Uv., из которых большая часть (17) встречается в Средней Азии, что дает основание считать этот род по происхождению пустынным туранским. Кроме Средней Азии представители рода известны из сухих евразиатских степей, а также из пустынных районов Малой Азии, Ирана и Монголии. Подобно тому, как это имеет место в случае родов Egnatius Stål и Egnatioides Voss., виды Eremippus Uv., являясь типичными микротамнобионтами, служат индикаторами ксерофитных стаций с кустарничками и полукустарничками (Правдин, 1978).

Род Euchorthippus Tarb. был выделен из состава рода Chorthippus Fieb. (Тарбинский, 1925). Тип рода, E.pulvinatus (F.-W.), настоящий хортобионт, большая часть ареала которого лежит в пределах Евразиатской степной области. Ареалы остальных 11 видов, относимых теперь к роду Euchorthippus Tarb. (Descamps, 1968; Литвинова, 1972а, б), показаны на рис. 15. Сравнение этого рисунка с рис. 1 показывает, что ареал рассматриваемого рода лежит в границах Древнего Средиземья. Бросается в глаза наличие группы специализированных видов в Средиземноморье, причинами образования которых была островная изоляция. Так, E.angustulus Rme обитает на Балеарских островах, E.madeirae Uv. — на острове Мадейра, E.sardous Nadig — на острове Сардиния; кроме того, E.albolineatus (Lucas) образует особую расу sabsp.siculus на острове Сицилия. У нас есть все основания считать, что род Euchorthippus Tarb., имея ангарское происхождение, образовал в Средиземноморской области вторичный центр многообразия видов. В Средней Азии присутствуют два вида — E.pulvinatus (F.-W.) и E.trancaucasicus Tarb.; оба злаковые хортобионты.

Род Stenobothrus Fisch. ангарского происхождения; объединяет свыше 20 видов, из которых половина распространена в Евразиатской степной области Древнего Средиземья (рис. 1). Южнее этой области виды рода Stenobothrus Fisch. чаще встречаются в горах. Четыре вида обитают в Северной Африке (Марокко, Алжир, Ливия); три вида на востоке доходят до Монголии. В Средней Азии представлено 7 видов; все они локализованы в степном поясе гор и являются злаковыми хортобионтами. При этом три вида, S.tadzhicus Mistsh., S.kirgizorum Ikonn. и S.kobresianus B.-Bien, эндемики среднеазиатских гор. В ископаемом состоянии род Stenobothrus

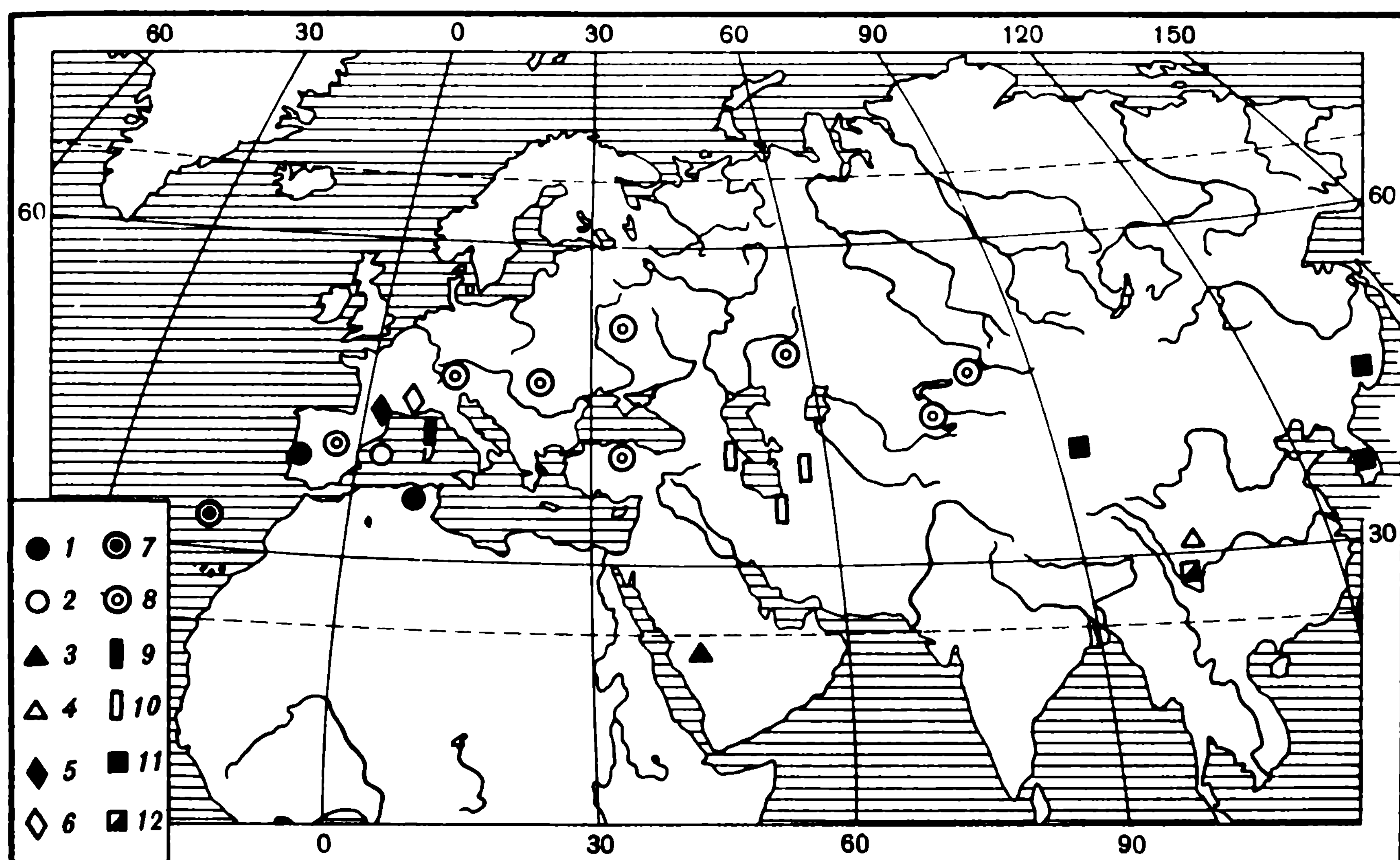


Рис. 15. Ареал рода Euchorthippus Tarb. (по Литвиновой, 1972а, с изменениями) 1 — albolineatus (Luc.), 2 — angustulus Rme, 3 — arabicus Uv., 4 — chenbaensis Tu Chin and Cheng Tse Ming, 5 — chopardi Desc., 6 — declivus (Bris), 7 — E. madeire Uv., 8 — E.pulvinatus (F.-W.), 9 — sardous Nad., 10 — transcaucasicus Tarb., 11 — E. unicolor (Jkon.), 12 — weichowensis Chang

Fisch. известен из Польских Карпат, где найден в отложениях верхнего плиоцена (Zeuner, 1942).

В роде Epacromius Uv. всего три вида, распространенные в Южной Европе, на Северном Кавказе, в Средней Азии, Афганистане, Кашмире, на юге Сибири на восток до Приморского края, в Китае, Монголии, Корее и Японии. Этот род крайне близок к роду Aiolopus Fieb., представляя собою, по существу, более высокую степень специализации его представителей. Крайняя близость к роду Aiolopus Fieb., который, как указывалось выше, по-видимому, возник в Африке, говорит об эфиопском происхождении и рода Epacromius Uv., хотя последний и представлен в Восточной Азии двумя видами. Б.П. Уваров (Uvarov, 1942) рассматривал E.coerulipes (Iv.) как представителя ангарской фауны. Однако тесное родство между родами Epacromius Uv. и Aiolopus Fieb. противоречит этому положению. Судя по всему, род Epacromius Uv. действительно возник на территории бывшего Ангарского материка, но он произошел не из ангарских элементов, а отделился от рода Aiolopus Fieb. В Средней Азии представлены два вида рода Epacromius Uv.; оба — факультативные хортобионты.

Монотипический род Pyrgodera F.-W. широко распространен в пустынях и полупустынях Передней и Средней Азии; на севере ареала доходит до Среднего Поволжья и степей южной половины Казахстана. Этот род не имеет определенного родства среди Oedipodinae Старого Света, но он близок к роду Tropidolophus Thom., обитающему в Сонорской области Северной Америки и в Мексике. Поэтому род Pyrgodera F.-W. должен рассматриваться как древний, преимущественно западноазиатский, род с ясным атлантическим происхождением. Его единственный представитель, P.armata F.-W., по своей жизненной форме эремобионт.

Род Celes Sauss. объединяет два вида, обитающие в степных и лесостепных ландшафтах Малой Азии, Южной и Восточной Европы, Сибири до Уссурийской области и Кавказа; на восток проходит до Приморья. В Средней Азии представлен одним видом – C.variabilis (Pall.). Характерное тяготение ареала к Восточной Азии говорит о том, что род Celes Sauss. возник на Ангарском материке.

Монотипический род Mioscirtus Sauss. занимает большой ареал в пределах Древнего Средиземья: от африканского побережья Средиземного моря на западе до Джунгарии на востоке; на север доходит до Поволжья, на юге оккупирует Переднюю и Среднюю Азию. Единственный член рода, M. wagneri (Kitt.), – эремобионт, тяготеющий к засоленным почвам. Род Mioscirtus Sauss. занимает очень изолированное положение среди Oedipodinae. В то же время он обнаруживает некоторую близость с сонорским родом Conozoa Sauss., указывающую на отдаленное атлантическое происхождение этого интересного рода.

Род Pseudoceles I.Bol. был выделен из рода Thalpomena Sauss, 8 видов которого населяют африканское побережье Средиземного моря. Объединяет около девяти видов, обитающих в горах Малой, Передней и Средней Азии, а также на Кавказе. В Средней Азии представлен одним эремобионтным видом – P. persa (Sauss.). Так как большинство видов рода населяют Переднюю Азию, очевидно его можно назвать переднеазиатским. В то же время он связан в своем происхождении со Средиземноморьем.

Монотипический род Sphingoderus B.-Bien. выделен из рода Sphingonotus Fieb. (Бей-Биенко, 1950в). Его единственный вид, S.carinatus (Sauss.), широко распространен в Древнем Средиземье: от Африканского побережья на западе до Джунгарии и Кашгарии на востоке; на севере он достигает Нижнего Поволжья, а на юге оккупирует Переднюю и Среднюю Азию. Типичный эремобионт, связанный с лессовыми пустынями и такырами.

Род Hyalorrhipis Sauss. объединяет около десяти видов, распространенных на юге Испании, в Северной Африке, в Западной Азии на восток до Средней Азии и Афганистана, на Кавказе и в Нижнем Поволжье. Наличие в Северной Африке ясного центра современного многообразия этого рода указывает на средиземноморское происхождение рода Hyalorrhipis Sauss. Близость же к роду Sphingonotus Fieb. говорит о его далеких атлантических предках. В Средней Азии два вида – H.clausi (kitt.) и H.turcmena Uv. Это псаммобионты, обитающие преимущественно в песчаных пустынях и полупустынях.

В настоящее время известно около пяти видов рода Leptopternis Sauss., распространенных от Марокко через Переднюю Азию на восток до Западной Монголии и Северного Афганистана, на север до Нижнего Поволжья и Южного Казахстана. Наличие в Северной Африке ясного центра современного многообразия рода Leptopternis Sauss говорит о его средиземноморском происхождении, а близость к роду Sphingonotus Fieb. указывает на отдаленных атлантических предков этого рода. В Средней Азии два вида; один из них, L. gracilis (Er.), распространен по всему ареалу рода, а другой, L. iliensis Uv., – в северной части Средней Азии и доходит на восток до северо-западной Монголии. Оба вида псаммобионты.

IV группа. **Средиземноморские роды**

[8 родов: Tettigonioidea — 3 (Tylopsis Fieber, Poecilimon Fischer, Tesselana Zeuner), Grylloidea — 1 (Gryllomorpha Fieber), Acridoidea — 4 (Sphodromerus Stål, Heteracris Walker, Oedipoda Latreille, Helioscirtus Saussure)]

Род Tylopsis Fieb. состоит из десяти видов, причем все они встречаются в Африке. Только один вид, T. lilifolia (Fabr.), выходит за пределы Африканского континента и достигает Южной Украины, Западного Предкавказья, Западного Кавказа и Закавказья (Бей-Биенко, 1954; Ragge, 1964). Резко обособлено местонахождение этого вида в Средней Азии, где единичные экземпляры были обнаружены в песках Кызылкума (Правдин, 1969). Жизненная форма вида — специализированный фитофил.

Обширный род Poecilimon Fisch. объединяет около 80 видов, из которых преобладающее большинство обитает в Малой Азии (свыше 20 видов) и на Балканском полуострове (20 видов) (Бей-Биенко, 1954б). В Средней Азии представлены два вида, из которых один, P. intermedius (Fieb.), известен из Центрального Тянь-Шаня, а другой, P. stshelkanovtzevi Tarb., описан из Копетдага (Тарбинский, 1932).

Род Tessellana Zeuner (1941) выделен из рода Platycleis Fieb. и включает всего пять видов, обитающих, в основном, в Средиземноморье. Один вид, T. vittata (Charp.), проник в пустыни и горы Средней Азии. Его экологическая природа недостаточно ясна; скорее всего это факультативный хортобионт (Правдин, 1978).

Род Gryllomorpha Fieb. Из двадцати семи видов у 25 ареалы целиком лежат в Средиземноморье. Один вид, G. dalmatina Ocsk., доходит на востоке до юга Крыма и черноморского побережья Абхазии (Chopard, 1967). Указание о нахождении его в Прибалхашье (Щелкановцев, 1907) нуждается в проверке (Правдин, 1975б). На юге Украины, в степях Аскания-Нова, был найден своеобразный представитель рода — G. miramae Medv., обитающий в норах сусликов (Медведев, 1933). Позднее одна самка этого вида была обнаружена Н. Эргашевым (1966а) в Узбекистане (Келес).

Род Sphodromerus Stål включает 17 видов, распространенных в Северной и Северо-Восточной Африке и в Западной Азии. Центр многообразия видов (12 видов) на Африканском континенте (Dirsh, 1965). В Средней Азии один вид, S. luteipes Uv., ареал которого охватывает Восточный Ирак, Иран, Южную Туркмению и Пакистан; по-видимому, факультативный хортобионт (Uvarov, 1943а)

В настоящее время известно около двадцати восьми видов рода Heteracris Walk., распространенных в южной части Пиренейского полуострова, почти по всей Африке, на некоторых средиземноморских островах, в Западной и Южной Азии, на Кавказе и в юго-восточных районах европейской части СССР. Центром современного многообразия Heteracris Walk. как и всей трибы Eyprepocnemidini, к которой он принадлежит, является Африка, где род представлен двадцатью видами (Dirsch, 1965). Таким образом, этот род имеет ясное эфиопское происхождение. В Средней Азии он представлен тремя видами: это тамнобионты, обычно связанные с тугаями.

Род Oedipoda Latr. включает свыше десяти видов и распространен, преимущественно, в Средиземноморье, занимая ареал от Канарских островов на западе, через Северную Африку и Южную Европу, до Западной Монголии и Пакистана на востоке. В Средней Азии пять эремо-

бионтных видов. Этот род обнаруживает тесное родство с родами Lactista Sauss. и Leuronotina Heb. из Нового Света, что указывает на его атлантическое происхождение. Два вида Oedipoda Latr. или близкого к нему рода известны в ископаемом состоянии; оба описаны из Югославии (Хорватия) и датированы нижним миоценом (Zeuner, 1942a).

Род Helioscirtus Sauss. объединяет шесть видов, из которых пять живут в Северной Африке (Марокко, Алжир, Тунис, Ливия, Египет), а шестой, эремобионт Helioscirtus moseri Sauss., распространен в каменистых пустынях Закавказья, Средней Азии, Ирана и Пакистана. Наличие в Северо-Восточной Африке ясного центра современного многообразия видов этого рода и особенности его географического распространения указывают на то, что род Helioscirtus Sauss. средиземноморского происхождения. Крайняя же близость его к роду Sphingonotus Fieb. говорит об отдаленном атлантическом родстве и рода Helioscirtus Sauss.

V группа. **Понто-каспийские роды**

[I род: Paradrymadusa Herman (Tettigonioidea)]

Род Paradrymadusa Herm. состоит из нескольких видов с относительно небольшими характерными ареалами. Так, P. galitzini Ret. обитает в Южном Крыму и на Западном Кавказе до Туапсе на юге; P. sordida Herm. — в горном Дагестане и Закавказье. Весьма интересно нахождение в песках Кызылкум P. bucharica Pravd. (Правдин, 1969). Сопоставляя сказанное о распространении отдельных видов, становится очевидным, что ареал рода Paradrymadusa Herm. лежит в пределах той площади, которую в нижнем плиоцене занимало Понтическое озеро-море. В эту эпоху морской бассейн в виде узкой ленты протягивался вдоль северных подножий Крыма и Кавказа, заходя на западе в Румынию, а на востоке — в прилежащие к Каспийскому морю районы (рис. 16).

Характерно, что горные цепи Крыма и Кавказа высились над поверхностью моря.

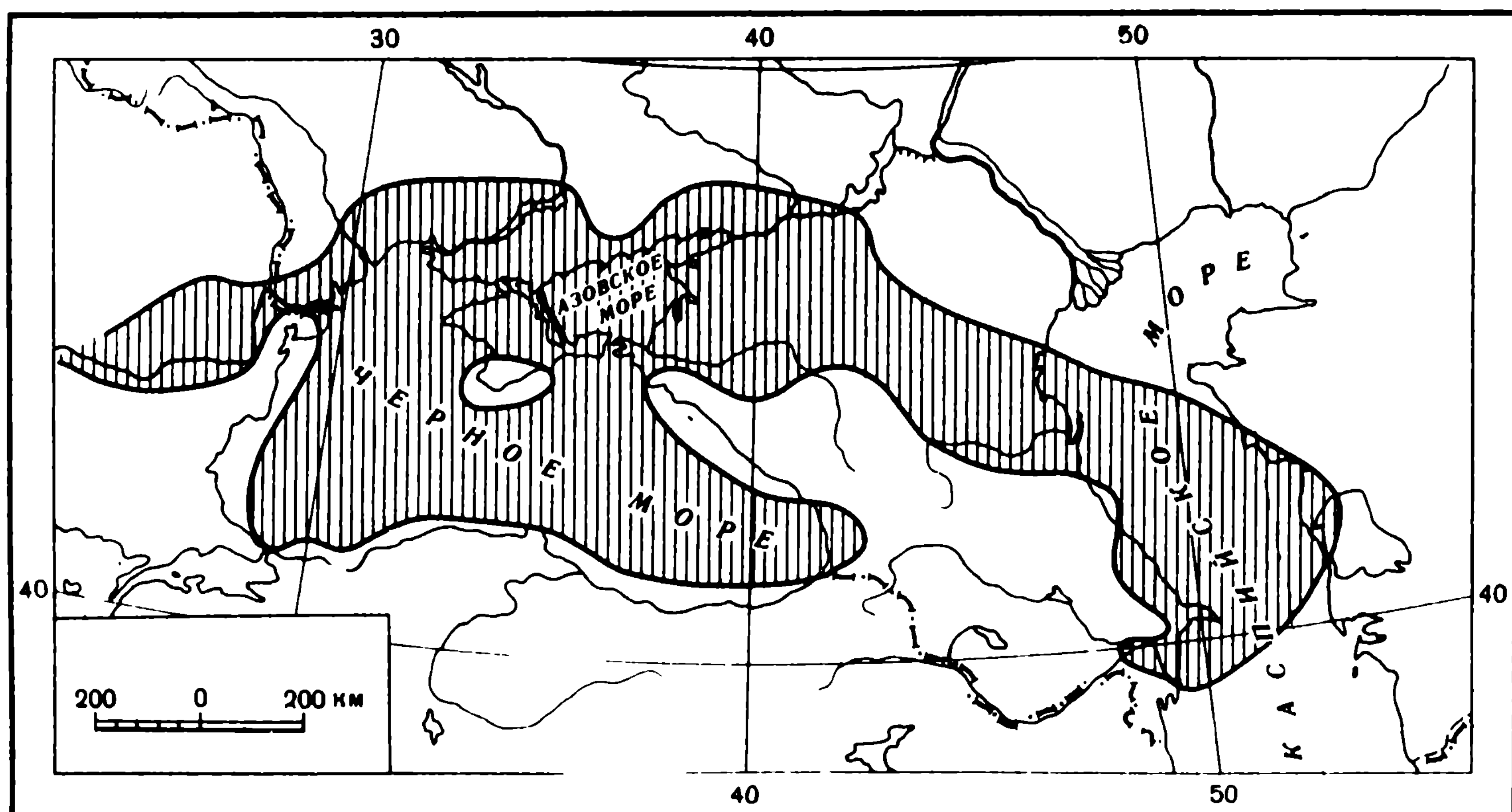


Рис. 16. Понтическое озеро-море (по Леонову, 1956)

VI группа. **Центральноазиатские роды**

[2 рода: Tettigonioidea — 1 (Damalacantha Bey-Bienko); Acridoidea — 1 (Bryodema Fieber.)]

Род Damalacantha B.-Bien. был выделен Г.Я. Бей-Биенко (1951) из типичного центральноазиатского рода Zichia I. Bol., виды которого широко распространены в пустынях Монголии и Северо-Западного Китая (Чогсомжав, 1972, 1974а, б, 1975, 1977). Род Damalacantha B.-Bien. состоит из двух видов. Один, D. immaculata B.-Bien., описан из Северо-Западной Монголии. Другой, D. vacca (F.-W.), имеет более широкий ареал, доходящий на западе до Средней Азии. В пределах этого ареала вид распадается на два подвида: D. vacca sinica B.-Bien., известный из Северо-Западного Китая и Южной Монголии (Čejchan, 1967), и D. vacca vacca (F.-W.) — петробионт, связанный в своем распространении с каменистыми пустынями в северной части Туранской низменности.

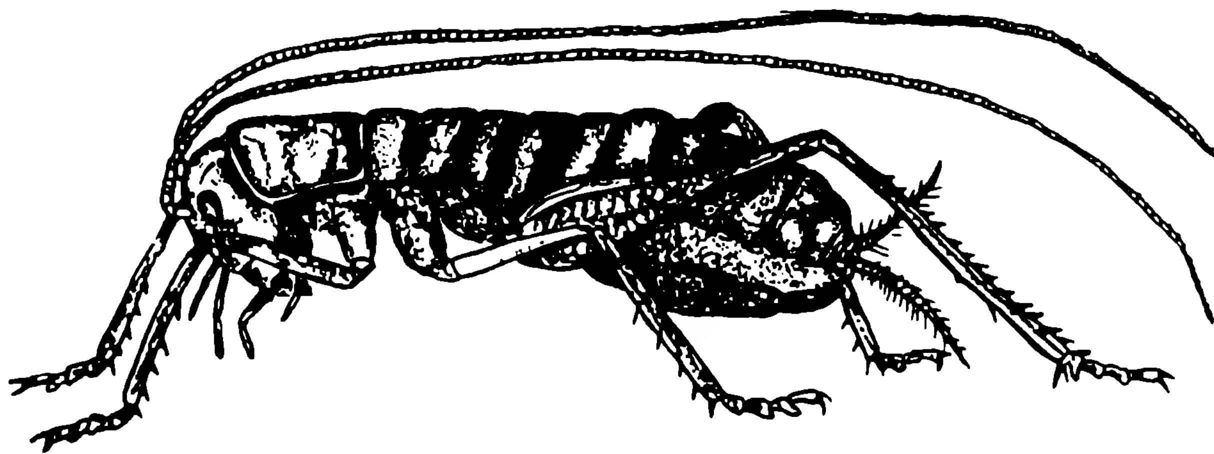
Род Bryodema B.-Bien. включает 13 видов, из которых часть подразделяется на подвиды. Большинство видов рода характерны для степей и холодных пустынь Монголии и сопредельных частей южной Сибири, Казахстана и Китая (Бей-Биенко, 1930а). Только один вид B. tuberculatum (F.) доходит на севере до Финляндии. В горах Средней Азии распространены три вида: B. semenovi Ikonn., B. gebleri (F.-W.) и B. heptapotamicum B.-Bien.; все они эремобионты. Род Bryodema Fieb очень близок к трем восточноазиатским родам — Angaracris B.-Bien., Uvaroviola B.-Bien. и Compsorhipis Sauss. и к двум североамериканским родам — Circotettix Scudd. и Aerochoreutes Rehn., образуя вместе с ними особую трибу Bryodemini. Эта триба, как и сам род Bryodema Fieb., имеет ясный центр современного многообразия в Восточной Азии, расположенной на территории древнейшей азиатской суши — Ангарском материке. Таким образом, род Bryodema Fieb. должен рассматриваться как род с ясным ангарским происхождением. В ископаемом состоянии известна B. croatica Pongr., найденная в Югославии (Хорватия) и датированная нижним миоценом (Pongrácz, 1928).

VII группа. **Ирано-туранские роды**

[3 рода: Tettigonioidea — 1 (Magrettia Brunner—Wattenwyl.), Acridoidea — 2 (Uvarovium Dirsh., Iranella Uvarov)]

Род Magretia Br.-W. Два вида этого рода были описаны из юго-восточного Ирана[1] Один вид, M. mutica Br.-W. (рис. 17), туранский эндемик; его

Рис. 17. Magrettia. mutica Br.-W.



[1] Включение ирано-туранских видов стенопельматид в состав африканского рода Lezina Walker (Karny, 1937), виды которого распространены в Алжире, Египте, Йемене, Сомали, не представляется убедительным и нуждается в соответствующем обосновании.

жизненная форма — ботробионт. Ведет он ночной образ жизни; днем прячется в норках большой песчанки или в норках кравчиков (Власов, Мирам, 1937; Токгаев, 1974б).

Из трех видов рода Uvarovium Dirsh. два обитают в песчаных пустынях Иранского нагорья; один, U. desertum Dirch (рис. 18), эндемик Туранской низменности. U. desertum Dirsh — тамнобионт, обитающий на песках,

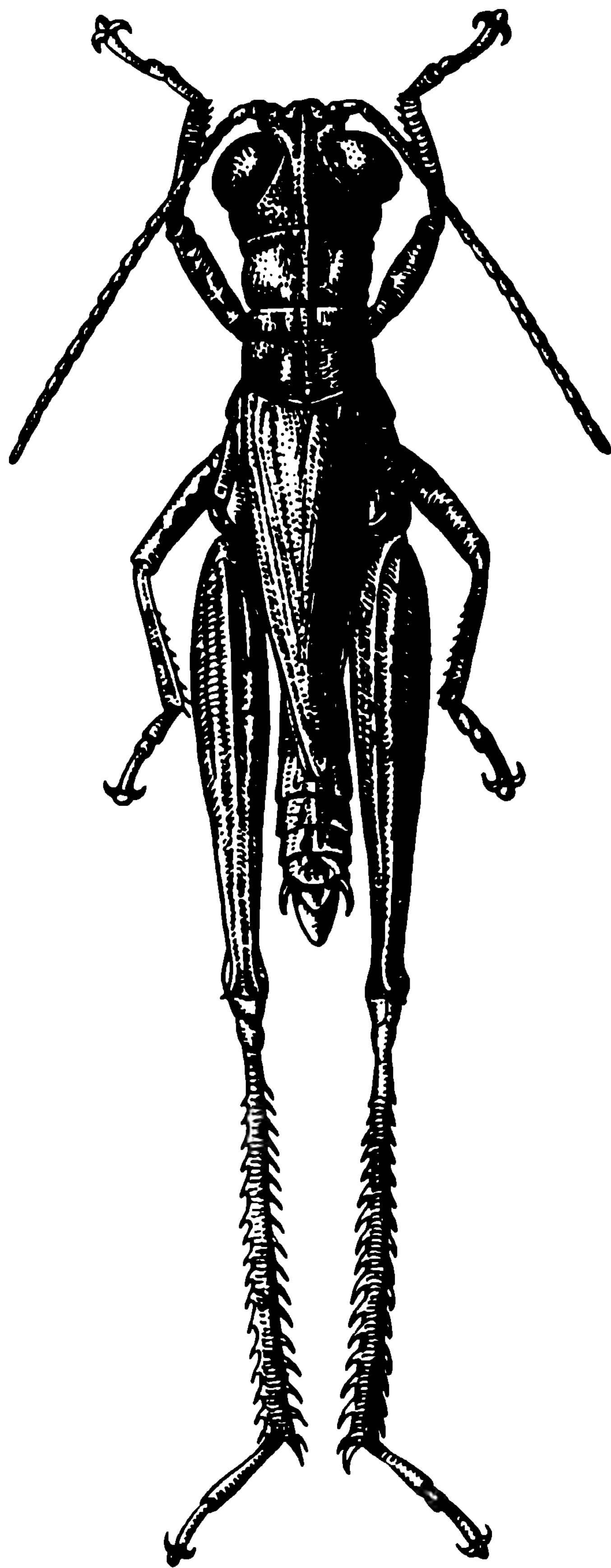


Рис. 18. Uvarovium desertum Dirsh, ♂, (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)

закрепленных кустами Calligonum spsp. Род выделен в особую трибу Uvaroviini (Мищенко, 1945а, 1952а).

Род Iranella Uvarov, вместе с двумя другими родами, Iraniola B.-Bien. и Iraniolia B.-Bien., образуют среди Catantopinae весьма своеобразную трибу Iranellini, распространение которой почти ограничено Иранским нагорьем. Только два вида рода — петробионты I. eremiaphila Uv. и I. turcmena B.-Bien. — встречаются на юге Туранской низменности; из них второй является эндемиком небольших хребтиков (Малый Балхан, Кюрендаг)

VIII группа. **Туранские роды**

[11 родов: Tettigonioidea — 1 (Ammoxenulus Bey-Bienko), Grylloidea — 2 (Cophaphonus Tarbinsky, Grylliscus Tarbinsky), Acridoidea — 8 (Thrinchus Fischer-Waldheim, Strumiger Zubovskij, Bufonacridella Adelung, Diexis Zubovskij, Pezohippus Bey-Bienko, Mesasippus Tarbinsky, Kazakia Bey-Bienko, Ptetica Saussure)]

Род Ammoxenulus B.-Bien. включает два вида: A. pavlovskii B.-Bien. (рис. 19) и A.desertus B.-Bien. (Бей-Биенко, 1951); оба псаммобионты, обитающие на песчаных участках (Каракумы, Бадхыз).

Род Cophaphonus Tarb. В состав рода входят четыре вида, распространение которых очень характерно (рис. 20) В районе Кзыл-Орды обитает

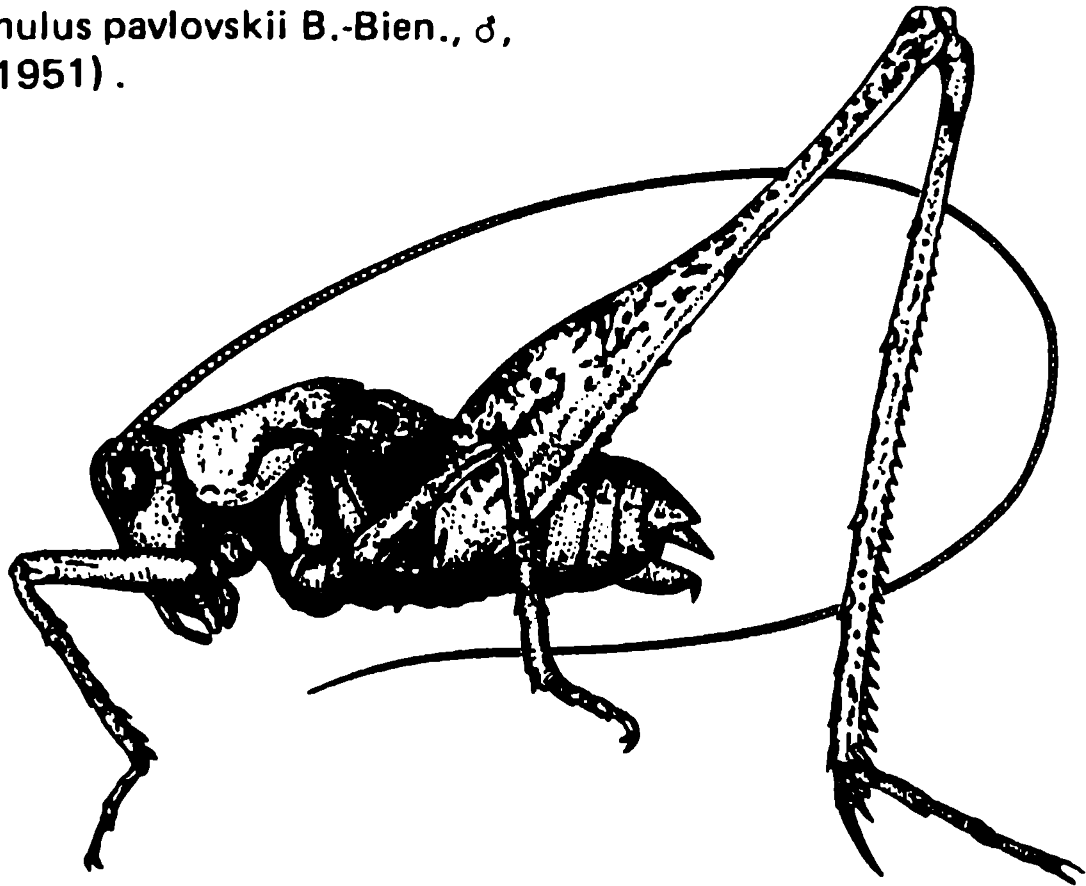


Рис. 19. Ammoxenulus pavlovskii B.-Bien., ♂, (по Бей-Биенко, 1951).

северный вид рода — C. privatus Mistsh., в Западной Туркмении — C. riparius Mistsh., найденный на берегу пролива Кара-Богаз-Гол, а на востоке Узбекистана в Ферганской долине — C. tshirkunae Mistsh. (Mistshenko, 1947). Четвертый вид этого рода, C. zimini Tarb., известен из предгорной равнины юго-западного склона Нуратау, Юго-Западных Кызылкумов и Ташкентского оазиса (Тарбинский, 1932; Правдин, 1965; Эргашев, 1968)

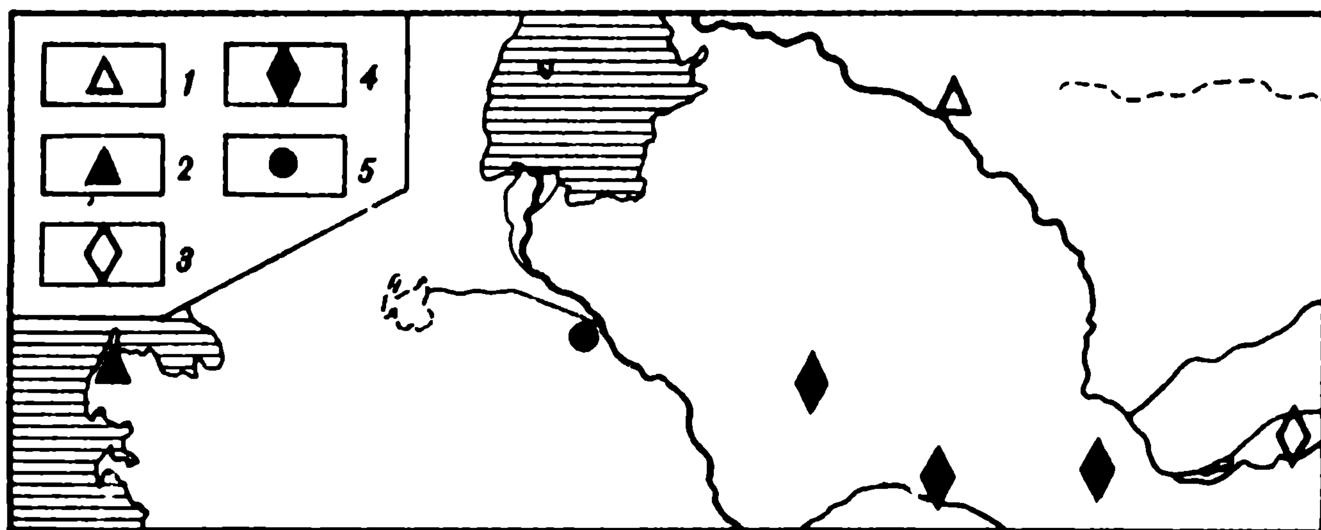


Рис. 20. Распространение туранских эндемичных видов сверчков
1 — Cophaphonus privatus Mistsh., 2 — C. riparius Mistsh., 3 — C. tshirkunae Mistsh., 4 — C. zimini Tarb., 5 — Grylliscus gussakovskii Tarb.

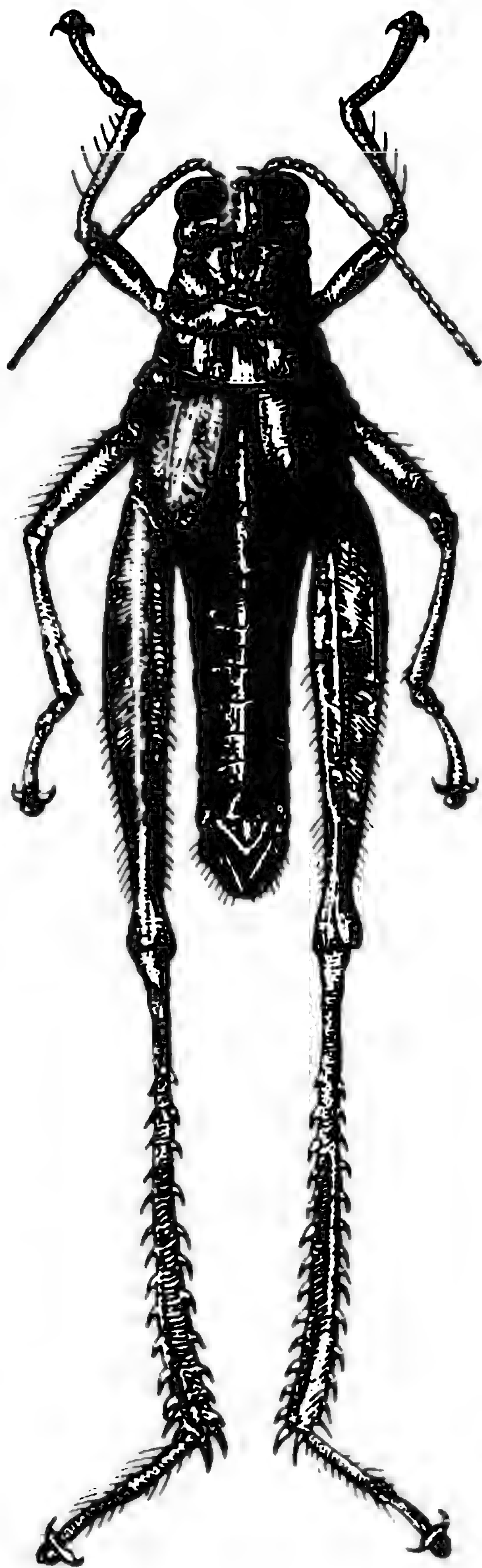




Рис. 21. Bufonacridella sumakovi Ad., ♂ , (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)

Рис. 22. Di   is varentzovi Zub., ♀ (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)

Род Grylliscus Tarb. представлен одним видом, G. gussakovskii Tarb., найденным в Хорезмском оазисе (рис. 20) (Tarbinsky, 1930a)

Род Trinchus F.-W. объединяет семь видов, ограниченных в своем распространении Средней Азией; только один из них проникает на восток в Джунгарию. В пределах рода намечаются два, связанных переходами, типа жизненных форм: эремобионты на каменистых субстратах и псаммобионты — в песчаной пустыне.

Род Strumiger Zub. является специализированным производным рода Trinchus F.-W. В роде всего один вид, S. desertorum Zub., — типичный псаммобионт, заселяющий песчаные местообитания; распадается на три подвида, из которых один, T desertorum persa Uv. проник в песчаные пустыни Иранского нагорья.

Единственный вид рода Bufonacridella Ad., B. sumakovi Ad. (рис. 21), микротамнобионт, адаптированный к жизни в песчаных массивах Каракумов и Кызылкума (Черняховский, 1972; Правдин, 1975а, 1978).

Род Diexis Zub. крайне близок к роду Bufonacridella Ad., с которым он образует особую трибу Diexini, связанную в своем распространении с песчаными пустынями Средней Азии. Из семи видов рода Diexis Zub. только два, D. gussakovskii Mir. и D. varentzovi Zub. (рис. 22), заходят в северную часть Афганистана и на северо-восток Ирана (Мищенко, 1950б). По своей жизненной форме представители рода Diexis Zub. тоже микротамнобионты.

Единственный представитель рода Pezohippus B.-Bien., P. callosus (Uv), злаковый хортобионт, приспособившийся к жизни в северной части среднеазиатских пустынь

Род Mesasippus Tarb. насчитывает девять видов, распространенных в Казахстане, Узбекистане, в Джунгарии и Сев.-Зап. Монголии. Центр многообразия рода находится в северной части Туранской низменности (6 видов). Некоторые из видов адаптированы к условиям песчаной пустыни. Роды Mesasippus Tarb. и Pezohippus B.-Bien. были выделены из ангарского рода Chorthippus Fieb.

Род Kazakia B.-Bien. установлен по одному виду — K. tarbinskyi B.-Bien., обитающему в северных пустынях Средней Азии. Будучи микротамнобионтом, этот вид габитуально сходен с представителями рода Eremippus Uv., имеющими ту же жизненную форму. Но генетически он близок к средиземноморскому роду Dociostaurus Fieb.

Единственный представитель своеобразного рода Ptetica Sauss., P. cristulata Sauss., эремобионт, распространенный в северных пустынях Средней Азии и не заходящий южнее района Ташкента.

IX группа. **Ирано-среднеазиатские горные роды**

[8 родов: Tettigonioidea — 5 (Drymadusella Ramme, Phytodrymadusa Ramme, Calopterusa Uvarov, Iranusa Uvarov, Alticolana Zeuner), Acridoidea — 3 (Saxetania Mistshenko, Tarbinskia Mistshenko, Brunnerella Saussure)]

Род Drymadusella Rme близок к понто-каспийскому роду Paradrymadusa Herm. Тип рода, D. afghana Rme, был описан с перевала Нуксан в Гиндукуше с высоты 3500—4000 м (Ramme, 1939). Позднее в горах Афганистана были зарегистрированы еще два вида: D. paghmana B.-Bien. и D. nativa Stol. (Бей-Биенко, 1967; Столяров, 1968). Четвертый вид этого рода, D. hissarica (Mistsh.), обитает в Гиссарском хребте (Мищенко, 1952б).

Род Phytodrymadasa Rme был установлен для группы видов (около десяти), распространенных в Иране, Армении и Азербайджане (Ramme, 1939). Состав рода нуждается в уточнении. Для нас особый интерес представляет Ph. longipes (Br.-W.), описанная из окрестностей Кировабада и, как выяснилось затем, широко распространенная в Азербайджане и в Нахичеванской АССР (Тарбинский, 1940). Этот же вид зарегистрирован в Туркмении (Красноводск) (Uvarov, 1912)

Род Calopterusa Uv. В горах Восточного Ирана и Центрального Афганистана представлены три вида этого рода (Adelung, 1910; Uvarov, 1942, Бей-Биенко, 1963, 1967; Čejchan, 1969а). Один из них, C. werneri (Ad.),

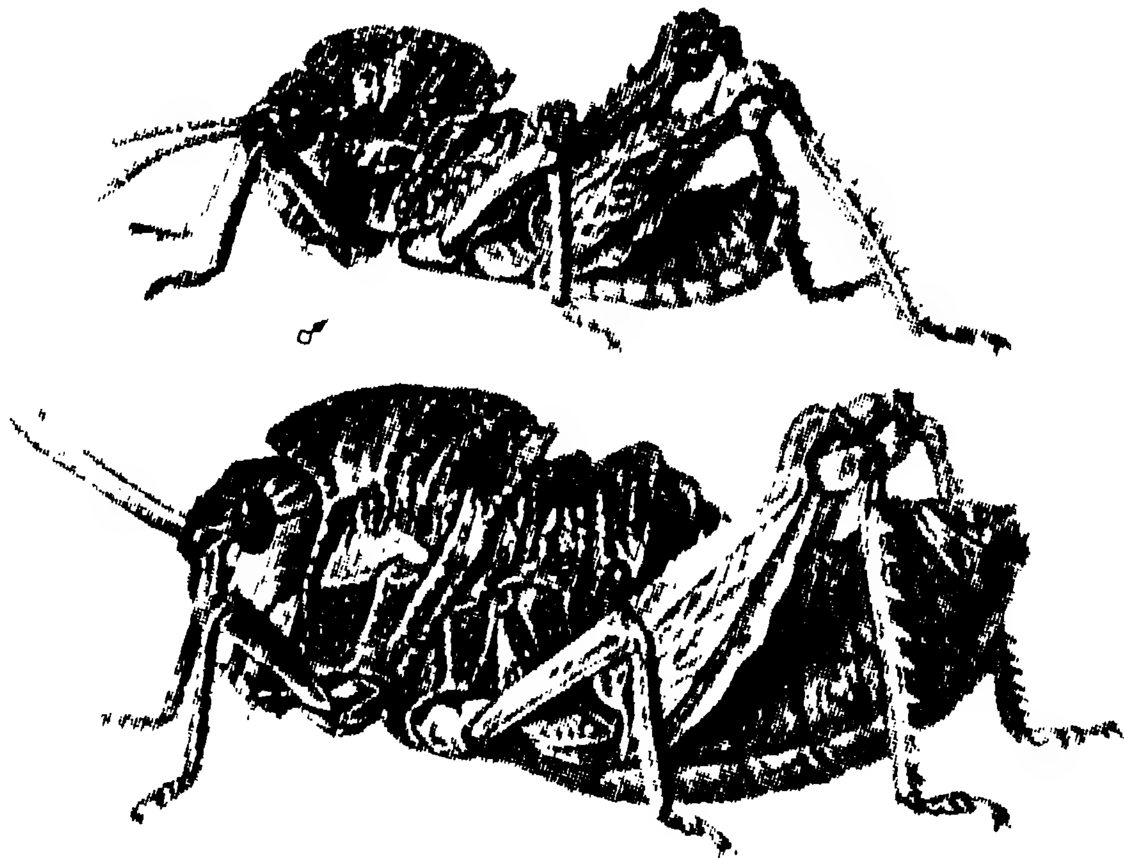


Рис. 23. Saxetania cultricollis (A.) (по Adelung, 1910)

обнаружен в Туркмено-Хорасанских горах (Токгаев, 1974). Четвертый вид, C. pamirica Stol., описан из Западного Памира (Столяров, 1969).

Род Iranusa Uv. был установлен Б.П. Уваровым с включением в него двух видов: I. bampura Uv. из Южного Ирана (провинция Бампур) и I. khorosana Uv. из Северного Ирана (Хорасанская провинция) (Uvarov, 1942). В коллекциях Зоологического института АН СССР имеются экземпляры I. khorosana Uv. из Туркмении (Кушка, Ашхабад, Фирюза).

К роду Alticolana Zeun. относят два вида: один, A. alticola (Tarb.), описан из Средней Азии (Ферганский хребет); другой, A. atroflava B.-Bien., — из Афганистана (Tarbinsky, 1930в; Бей-Биенко, 1951).

Около двадцати видов рода Saxetania Mistsh. распространены в горах Ирана и Северного Афганистана (Шумаков, 1963; Бей-Биенко, 1963, 1967). Из них один, S. cultricollis (Sauss.) (рис. 23), проходит по Копетдагу в Среднюю Азию. Всего в горах Средней Азии пять видов рода Saxetania Mistsh.: три в Копетдаге, один в Кугитанге и один в Гиссарском хребте. Все они петробионты. Среди палеарктических Pamphagidae род не имеет близких родственников. Всего ближе он к южноафриканским родам подсемейства Porthetinae (Cultrinotus I. Bol., Stolliana I. Bol., Pagopedium Karsch., Bolivarella Sauss. и др.). Вследствие наличия в Иране современного центра многообразия видов, род Saxetania Mistsh. нужно рассматривать как древнейший иранский род с далеким эфиопским родством. Южное происхождение видов рода Saxetania Mistsh. доказывается еще и тем, что в Средней Азии у них зимуют личинки и взрослые особи.

Род Tarbinskia Mistshenko включает три вида, которые распространены в Северном Афганистане (Афганский Туркестан, западный Бадахшан и Кабулистан) (Шумаков, 1963). Один из них, T. kittaryi Tarb. зарегистрирован также в горах Южного Таджикистана (хребты Каратау и Газы-Малек), откуда и был описан этот вид (Tarbinsky, 1931).

В роде Brunnerella Sauss. один вид, распадающийся на два подвида. В Северном Иране представлены оба подвида; основной подвид в северной части ареала заходит в Армению, Нахичеванскую АССР и в Туркмению

(Копетдаг). Родство этого замечательного рода в Старом Свете неизвестно, но он обнаруживает сходство с некоторыми родами, живущими в Сонорской области Северной Америки (род Trachyrhachys Scudd.). Поэтому род должен рассматриваться как иранский, но далекого атлантического происхождения.

Х группа. **Среднеазиатские горные роды**

[20 родов: Tettigonioidea — 9 (Glyphonotus Redtenbacher, Ceraeocercus Uvarov, Ferganusa Uvarov, Bergiola Stschelkanovzeff, Lithoxenus Bey-Bienko, Tadzhikia Mistshenko, Squamiana Zeuner, Semenoviana Zeuner, Eumetrioptera Miram), Acridoidea — 11 (Clinomastax Bey-Bienko, Phytomastax Bey-Bienko, Gomphomastax Brunner-Wattenwyl, Pezotmethis Uvarov, Melanotmethis Uvarov, Atrichotmethis Uvarov, Bienkoa Mistshenko, Conophyma Zybovskij, Plotnikovia Umnov, Mizonocara Uvarov, Saxetophilus Umnov)]

Род Glyphonotus Redt, представленный пятью видами, по своим морфологическим признакам настолько резко отличается от всех других родов семейства Tettigoniidae, что С.П. Тарбинский (1932) предложил выделить его в особое подсемейство. Это автохтонный среднеазиатский род, виды которого связаны преимущественно с горными системами Западного и Восточного Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Туркмено-Хорасанских гор (Miram, 1925, 1935; Uvarov, 1933, 1939; Правдин, 1960, 1962б, 1969). В то же время его представители могут встречаться и на равнине. Так, например, G. thoracicus thoracius (F.-W.) зарегистрирован в горной полупустыне на склонах адыров в предгорьях Чаткальского хребта (Правдин, Черняховский, 1971), а другой подвид этого вида G. thoracicus semenovi Mir. — в приспевающих саксаульниках в песках Кызылкума (Правдин, 1975а). Виды рода Glyphonotus Redt. — пассивные тамнобионты, которые могут, сохраняя морфологические признаки тамнобионта, переходить к обитанию на открытых участках с разреженным полукустарниковым или травянистым покровом (Правдин, 1953), как это имеет место у G. uvarovi Mir. (рис. 24).

Род Ceraeocercus Uv. близок к родам Drymadusa Stein и Paradrymadusa Herm. Его единственный вид, C. fuscipennis Uv., был описан из окрестностей оз. Индер, где он обитает в провалах с богатой растительностью в Индерских горах (Уваров, 1910). В дальнейшем выяснилось, что этот

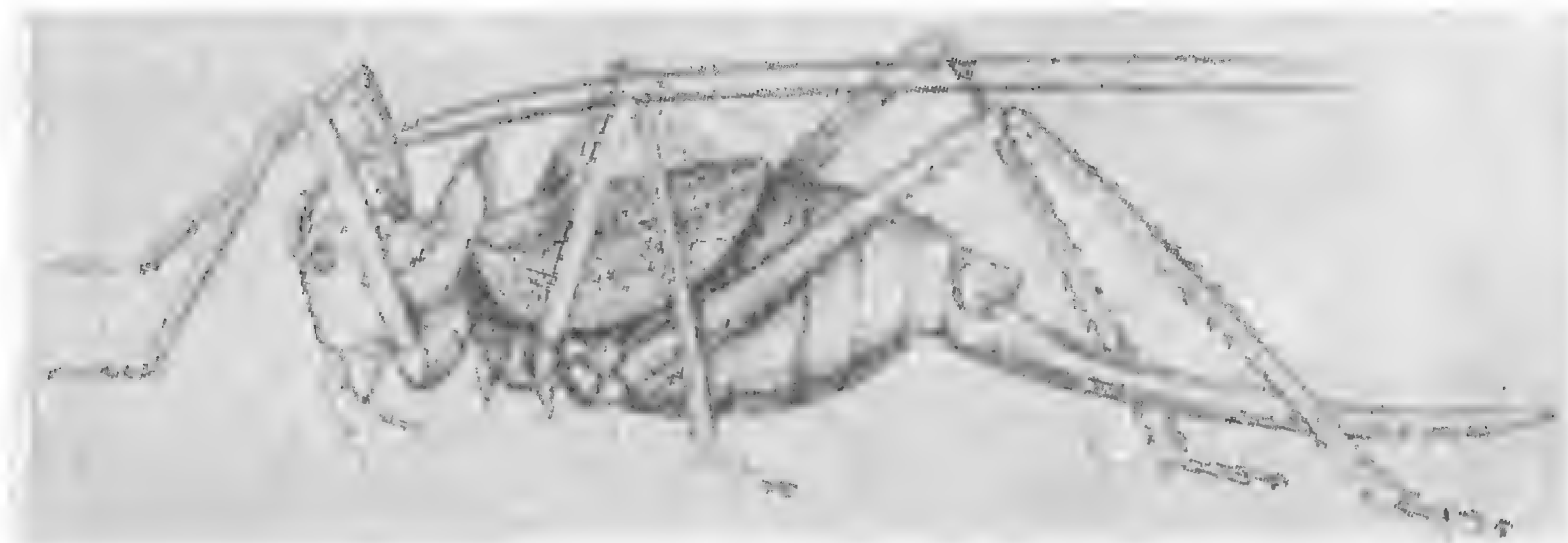


Рис. 24. Glyphonotus uvarovi Mir., ♀ (по Правдину, 1978)

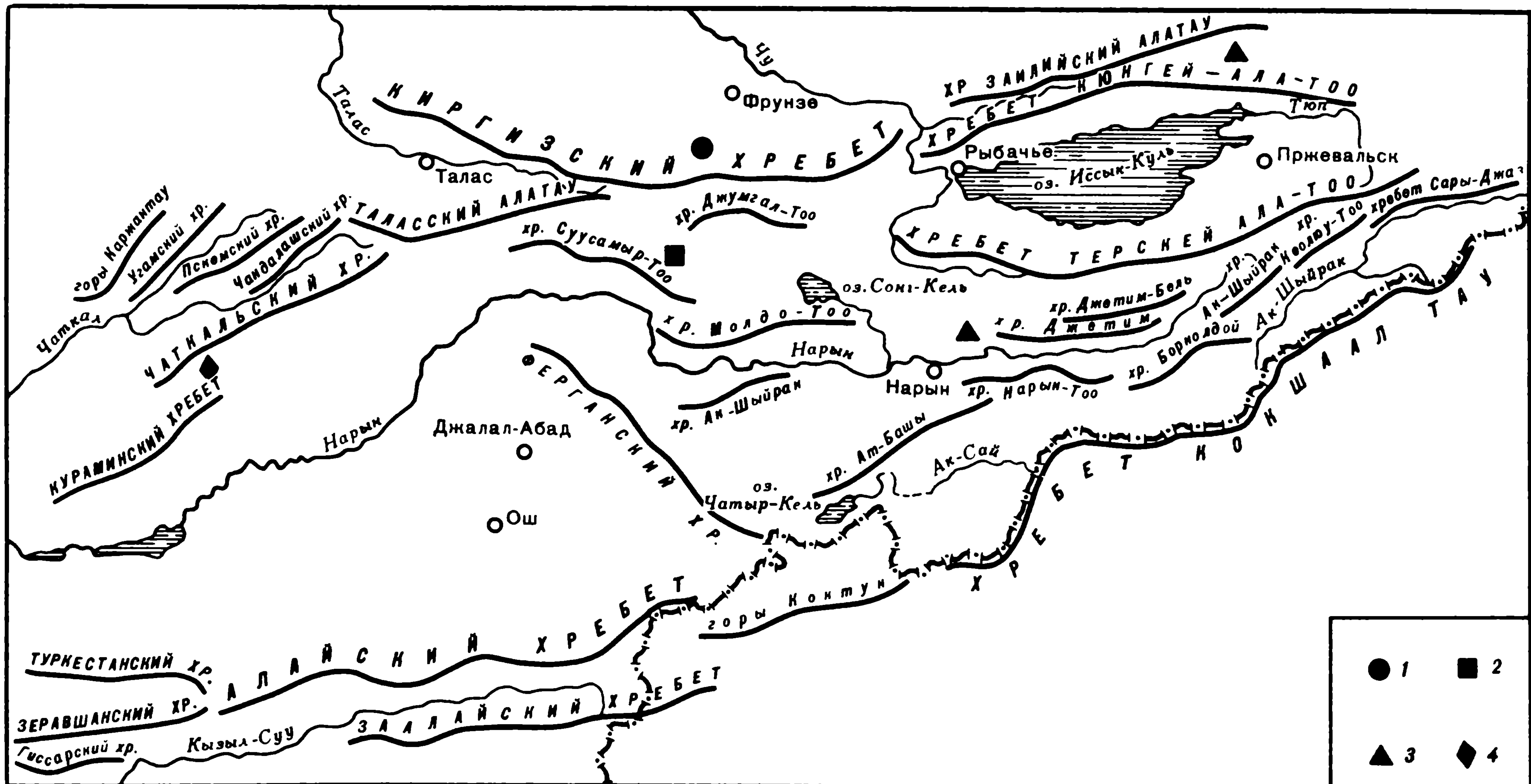


Рис. 25. Распространение видов рода Lithoxenus B.-Bien
1 — L.miramae (Velt.), 2 — L.heptapotamicus (Pyln.), 3 — L. grandis (Tarb.), 4 — L. nigrofasciatus Pravd.

вид встречается в ряде хребтов Средней Азии (Саурский хребет, Джунгарский Алатау, Каратау) (Правдин, 1953; Karabag, 1961). Из Гиндукуша был описан особый подвид, C. fuscipennis hindukushanus Rme., который затем зарегистрирован в Гиссарском хребте (Ramme, 1939; Мищенко, 1951). Известны места нахождения вида и в Туранской низменности (о-в Барсакельмес на Аральском море, Красноводск). По своей жизненной форме — тамнобионт; во всех местах, где он отмечен, встречался единично.

Род Ferganusa Uv. представлен одним видом — F. hemiptera Uv. (Uvarov, 1926d), обитающим на каменисто-щебнистых склонах Туркестанского хребта (Правдин, 1962б).

Род Bergiola Stshelk. включает пять видов, из которых четыре в Средней Азии и один, B. persica Uv. — в Иране (Щелкановцев, 1907; Uvarov, 1928b; Бей-Биенко, 1951; Правдин, 1969) Виды этого рода микротамнобионты, встречающиеся преимущественно на каменистых местообитаниях в горах и предгорьях.

Род Lithoxenus B.-Bien. близок к предыдущему; четыре вида, входящие в его состав, связаны с каменистыми местообитаниями. L. heptapotamicus (Pyln.) обитает в отрогах Заилийского Алатау и в бассейне реки Нарын, L. miramae (Velt.) — в Киргизском хребте, L. grandis (Tarb.) — в хребте Сусамыртау и L. nigrofosciatus Pravd. — в Чаткальском хребте (рис. 25) (Вельтищев, 1940; Бей-Биенко, 1951; Правдин, 1979)

Род Tadzhikia Mistsh тоже близок к роду Bergiola Stshelk.; известны два вида из Памиро-Алая (Гиссарский хребет, Каратегин) (Мищенко, 1952б).

Род Squamiana Zeun. выделен из рода Platycleis Fieb. (Uvarov, 1912; Zeuner, 1941a); тип рода, травоядный хортобионт S. squamiptera Uv. (рис. 26), распространен в Копетдаге (Правдин, 1969; Токгаев, 1974б). Принадлежность к роду Squamiana Zeun. вида, описанного из Малой Азии под названием "Squamiana (?) kurmana Rme", нуждается в уточнении (Ramme, 1951).

Пять видов рода Semenoviana Zeun. — травоядные хортобионты (рис. 27). Все они распространены в горах и предгорьях Средней Азии, причем один вид, S. tamerlana (Sauss.), проник в горы Северного Афганистана (Мищенко, 1937; Бей-Биенко, 1963). Под названием "Semenoviana (?) afgana Rme" описана самка из Афганистана (Ramme, 1951)

Род Eumetrioptera Mir. (рис. 28) типичный среднеазиатский горный род, близкий к Alticolana Zeun.; описано шесть видов из разных хребтов (Гиссарский, Каржантау, Кураминский и Каратау) (Мирам, 1935; Bey-Bienko, 1947; Мищенко, 1949в; Бекузин, 1961, 1978). По своей жизненной форме это литобионты, обитающие на осыпях среди камней.

Три эндемичных для гор Средней Азии рода эумастацид (Clinomastax B.-Bien. — 1 вид, Phytomastax B.-Bien. — 8 видов и Gomphomastax Br.-W. (рис. 29) — 9 видов) относятся к подсемейству Gomphomastacinae, включающему семь родов, ограниченных в распространении горами Средней Азии, Западными Гималаями и Северным Гиндукушем (Бей-Биенко, 1949б; Правдин, 1969; Шумаков, 1963) Из видов, относящихся к указанным родам, только четыре заходят за пределы Средней Азии в Северо-Восточный Афганистан (Gomphomastax carinata Shum.) и в Кашмир [Phytomastax bolivari (Uv.), Gomphomastax disparilis C. Bol. и G. antennata Br--W.]. До последнего времени в ископаемом состоянии Eumastacidae были известны начиная с неогена. Теперь на территории Средней Азии, в верхнеюрских отложениях Каратау, найден наиболее древний

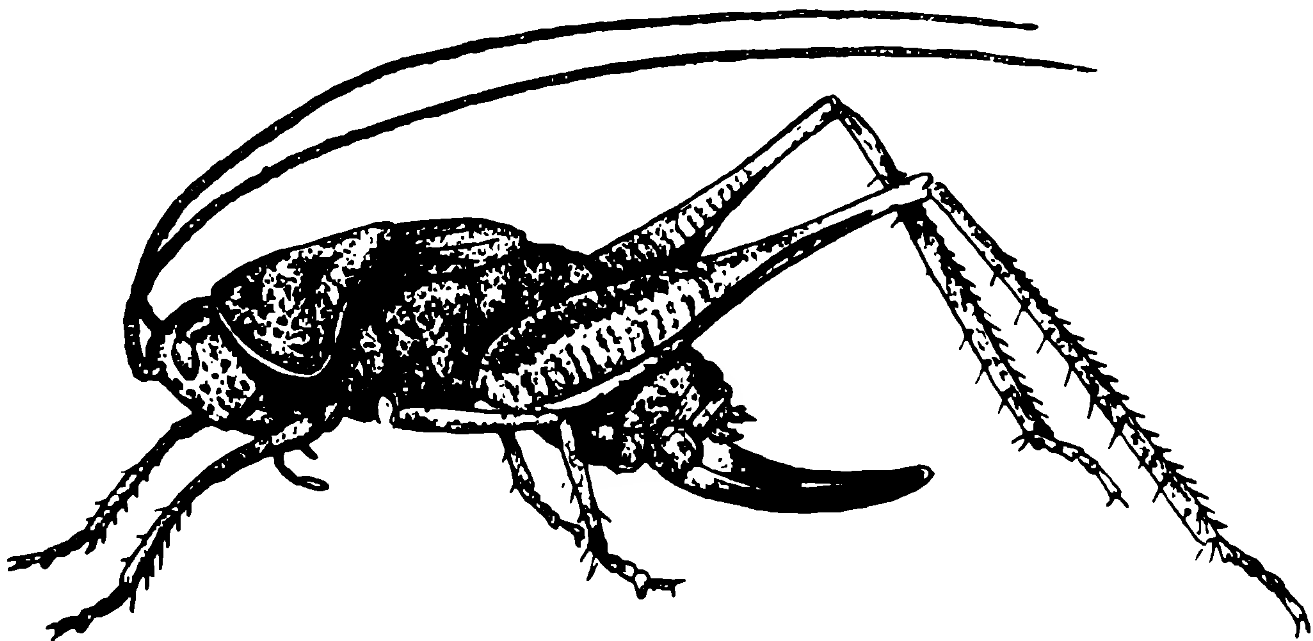


Рис. 26. Squamiana squamiptera (Uv.), ♀

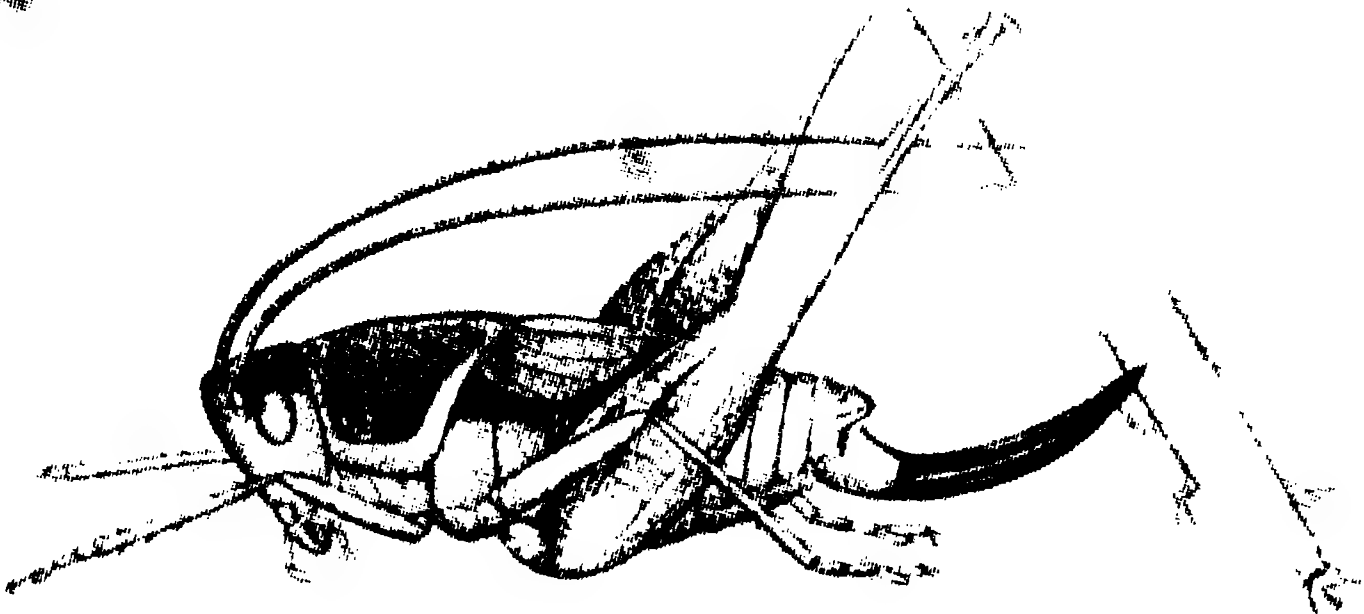


Рис. 27. Semenoviana plotnikovi (Uv.), ♀ (по Правдину, 1978)

представитель этого семейства — Archaeomastax jurassicus Scharoff. Как показано А.Г. Шаровым (1968), верхнеюрские Eumastacidae занимают промежуточное положение между юрскими Locustopseidae и современными Eumastacidae, что подтверждает точку зрению Ф. Цейнера (Zeuner, 1942c) о филогенетической связи между этими семействами.

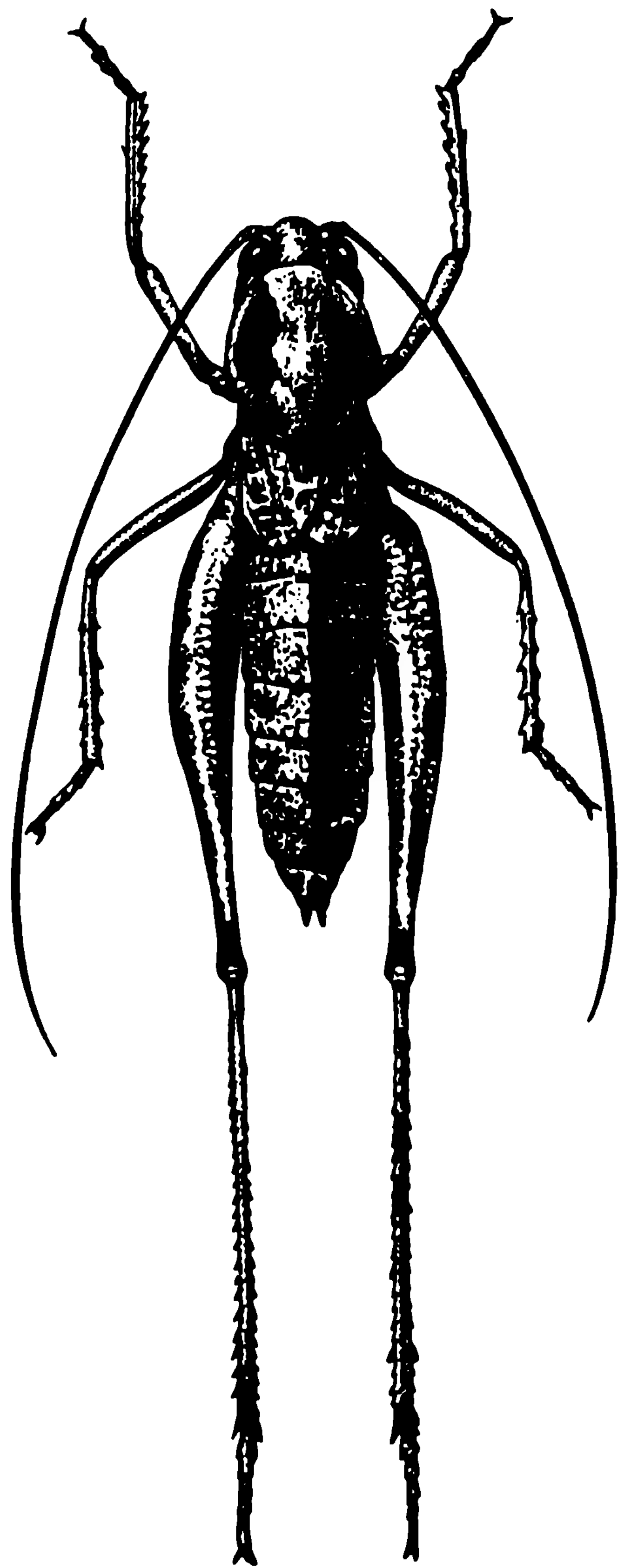
Род Pezotmethis Uv. содержит четыре вида, из которых три подразделены на ряд подвидов, частью считавшихся за самостоятельные виды (Бей-Биенко, Мищенко, 1951). Все виды петробионты (рис. 30), ограниченные в своем распространении каменистыми склонами горных хребтов, вдающихся в пустыню (Каратау, Чаткальский и Туркестанский хребты и их предгорья).

Род Melanotmethis Uv. Известен только один вид, M. fuscipennis (Redt.) (рис. 31) — петробионт, широко распространенный на каменистых местообитаниях в Копетдаге. Распадается на два подвида, из которых один, M. fuscipennis unicolor (Uv.), заходит в Северо-Восточный Иран.

Род Atrichotmethis Uv. состоит из одного вида A. semenovi (Zub.) — петробионта, обитающего в предгорьях и подгорных равнинах Туркмении и Узбекистана; отмечен также в Северном Афганистане.

Монотипический род Bienkoa Mistsh. (рис. 32) имеет ареал в пределах Памиро-Алая, включая сюда и Афганский Бадахшан; распадается на ряд подвидов, связанных с определенными горными хребтами (Мищенко,

Рис. 28. Eumetrioptera pavlovskii (Mir.), ♂ (по Мирам, 1935)



1952a; Столяров, 1969). Его жизненная форма — травоядный хортобионт. Род близок к родам Conophyma Zub. (рис. 33, 34), Dinaria Popov и Paraconophyma Uv. Последний из этих родов включает ряд видов, распространенных в Северной Индии, Кашмире, Иране и Афганистане (Uvarov, 1921b; Popov, 1951; Шумаков, 1963). Близость автохтонных родов Bienkoa Mistsh. и Conophyma Zub. в роду Paraconophyma Uv. указывает на их отдаленное индийское происхождение.

Известно свыше 70 видов рода Conophyma Zub., которые распространены преимущественно в горах Средней Азии (рис. 35). За пределами этой основной части ареала рода 5 видов обитают в Иране и Афганистане, 2 вида — в Гиндукуше, 2 — в Гималаях, 1 — в Северо-Западном Пакистане и 1 — на хребте Борахоро (Мищенко, 1952a).

Внутри рода Conophyma Zub. объединенные им виды образуют группы, филогенетические отношения которых изображены на рис. 36. При анализе распространения отдельных видов обращает на себя внимание наличие большого числа эндемиков в Туркестанском, Зеравшанском, Гиссарском и Дарвазском хребтах. Согласно В.И. Попову (1938) эти хребты одни из наиболее древних в Средней Азии. Виды, живущие на этих хребтах, принадлежат к четырем группам рода, которые распространены следующим образом: группа видов, близких к C. bogojavlenskii Tarb., представлена, кроме этих хребтов, еще в Киргизском Алатау, Ферганском хребте и на хребте Петра I; группа видов, близких к C. pylnovi Uv., распространена на хребтах Каржантау, Пскемском, Чаткальском, Туркестанском, Алайском, Заалайском, Дарвазском и Сарыкольском; группа видов, близких к C. sokolovi Zub. (рис. 34), обитает на хребтах: Каратау (Южный Казахстан), Киргизском Алатау, Джитымтау, Ферганском, Угамском, Пскемском, Таласском Алатау, Чаткальском, Узунахматтау, Кураминском, Нуратау, Туркестанском, Зеравшанском, в Туркмено-Хорасанских горах (Копетдаг), в горах на севере Афганистана и западе Пакистана; группа видов, близких к C. ikonnikovi Uv., живет на хребтах: Туркестанском, Зеравшанском, Кугитанге, Гиссарском, Петра I, Дарвазском, в Туркмено-Хорасанских горах (Копетдаг) и в горах на севере Афганистана.

В этих хребтах полностью отсутствует группа видов, близких к C. semenovi Zub., широко распространенная в северных и восточных хребтах Тянь-Шаня, проникающая по Ферганскому хребту в Алайский и Заалайский хребты, а также представленная в горах Кашмира и в Гималаях.

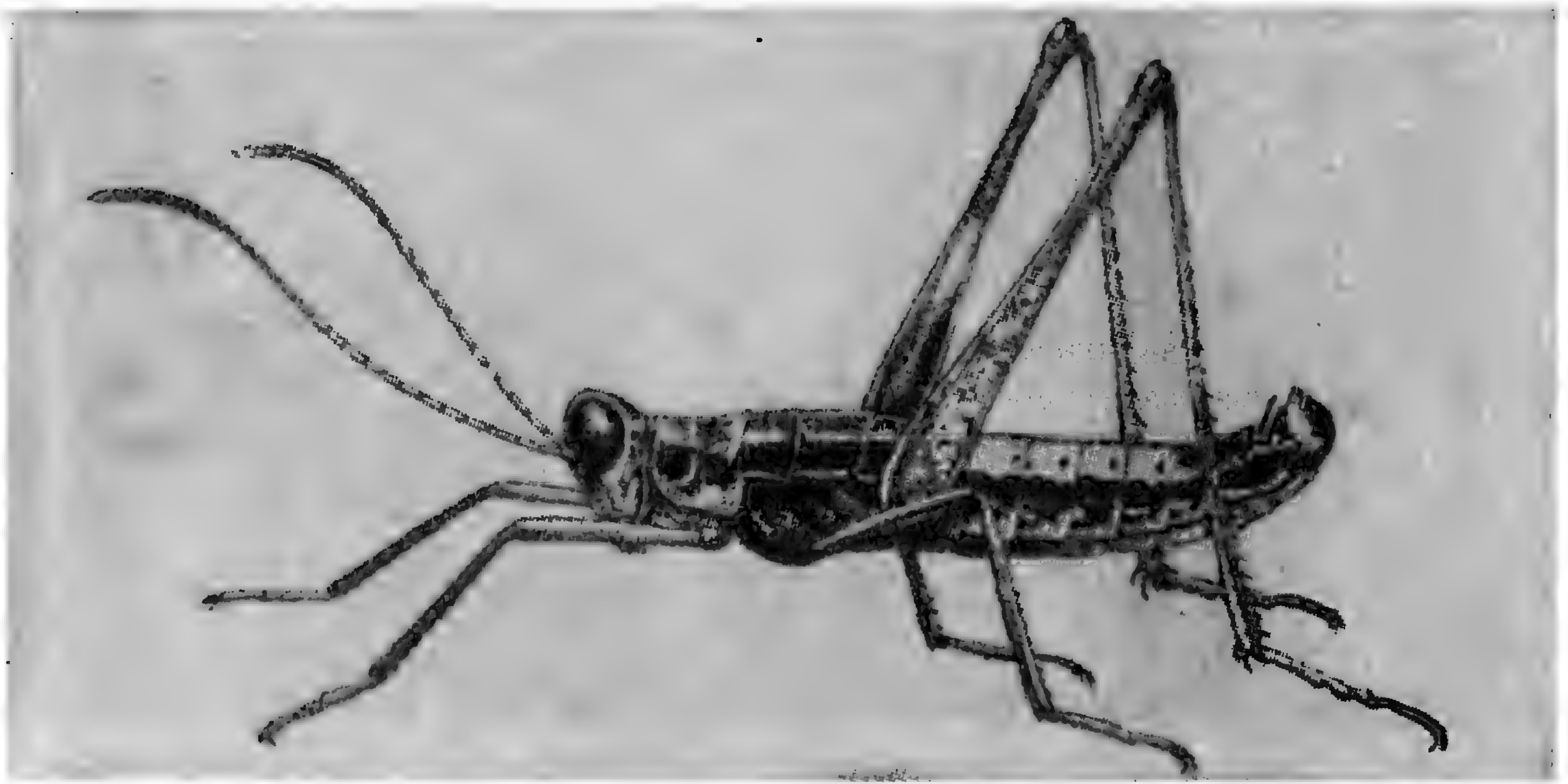


Рис. 29. Gomphomastax gussakovskii (Mistsh.), ♂ (по Семенову, 1951)



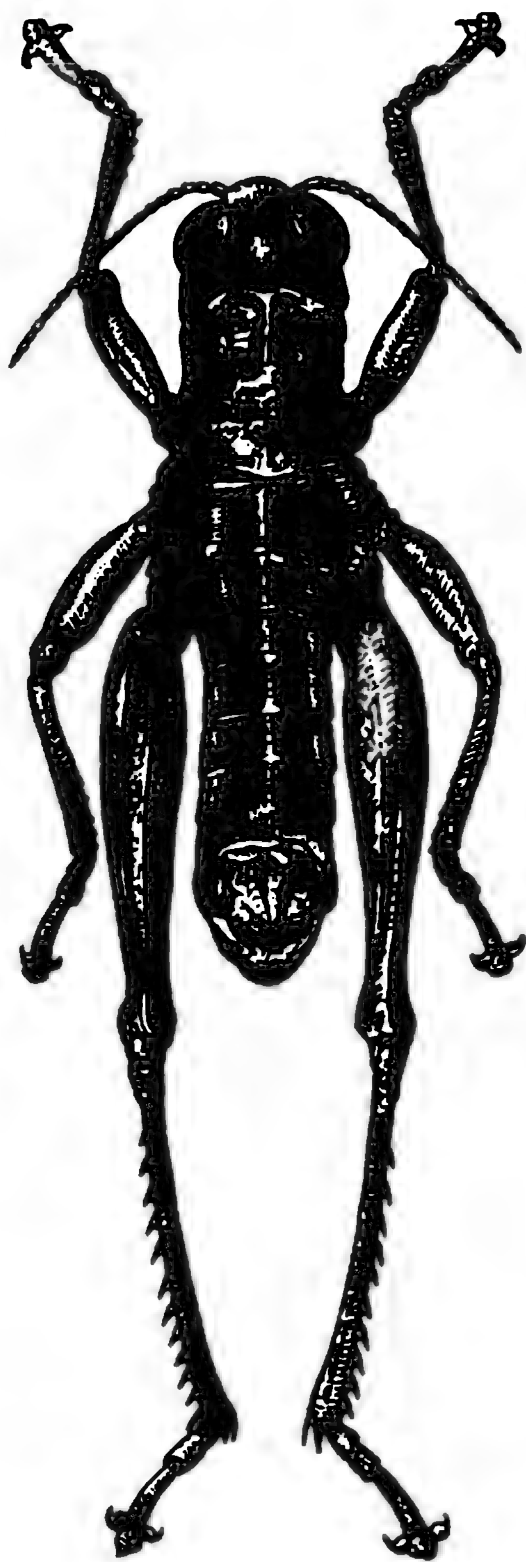
Рис. 30. Pezotmethis tartarus (Sauss.), ♀ (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)



Рис. 31. Melanotmethis fuscipennis (Redt.), ♀ (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)

Отсутствует здесь и группа видов, близких к C. miramae Uv., которая представляет собою более высокую степень специализации группы C. sokolovi Zub.; ее представители обитают в хребтах: Киргизском Алатау, Каржантау, Пскемском, Чаткальском и Алайском. Следует вспомнить, что Алайский хребет возник одновременно с Туркестанским хребтом и принадлежит к той же горной системе (Попов, 1938)

Монотипический род Plotnikovia Uma (рис. 37), распространенный в Алайском и Заалайском хребтах и в Алайской долине, наиболее близок



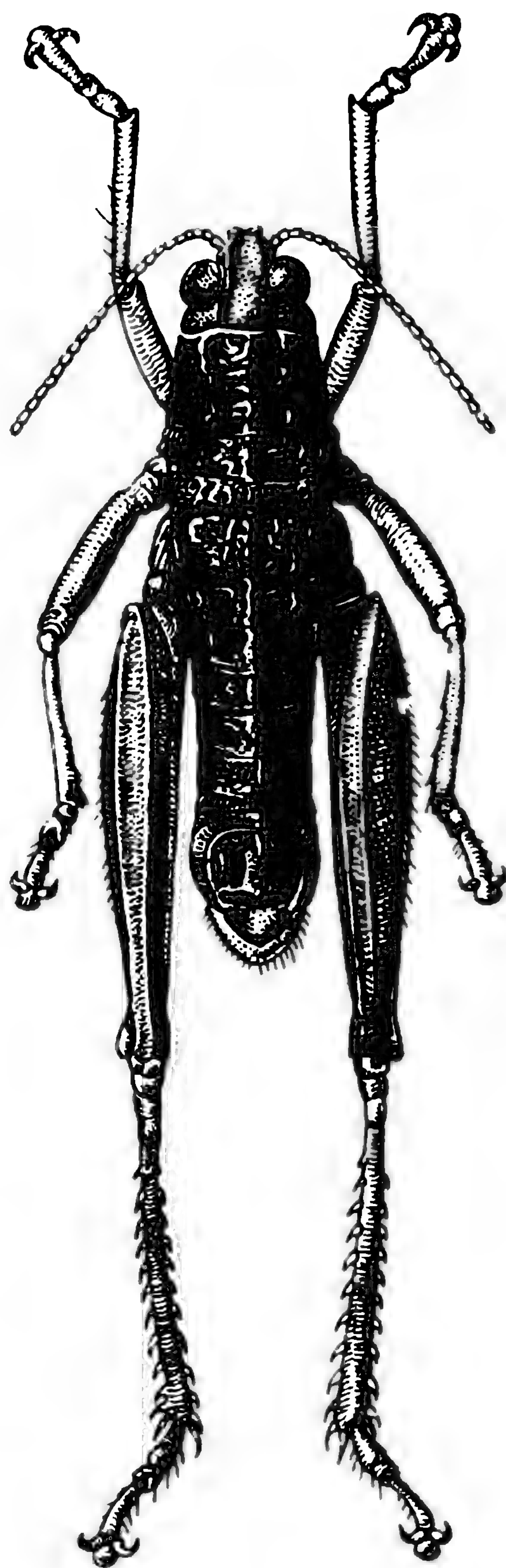
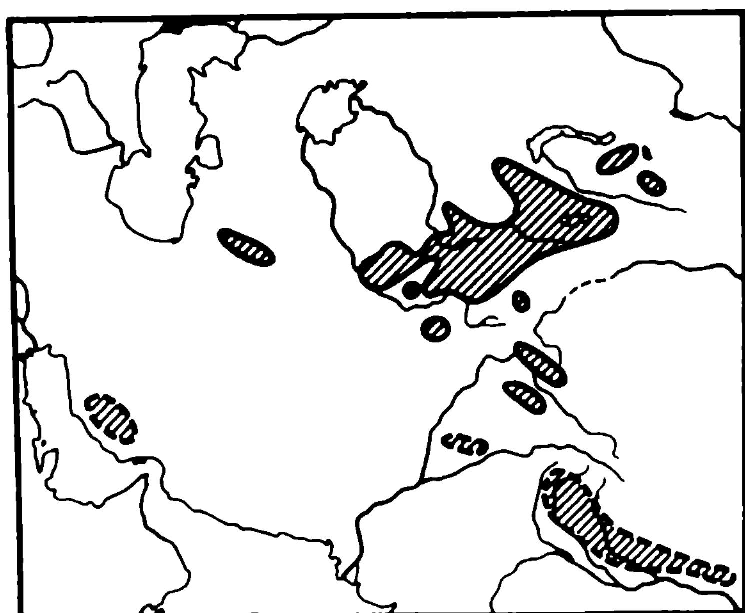


Рис. 32. Bienkoa fedtshenkoi ornata (Rme), ♂ (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)

Рис. 33. Conophyma almasyi (Kuthy), ♂ (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)



Рис. 34. Conophyma sokolovi decorum Mistsh., ♂ (по Правдину, 1978)



— 1; --- 2

Рис. 35. Ареалы родов
1 — Conophyma Zub.; 2 — Paraconophyma Uv.

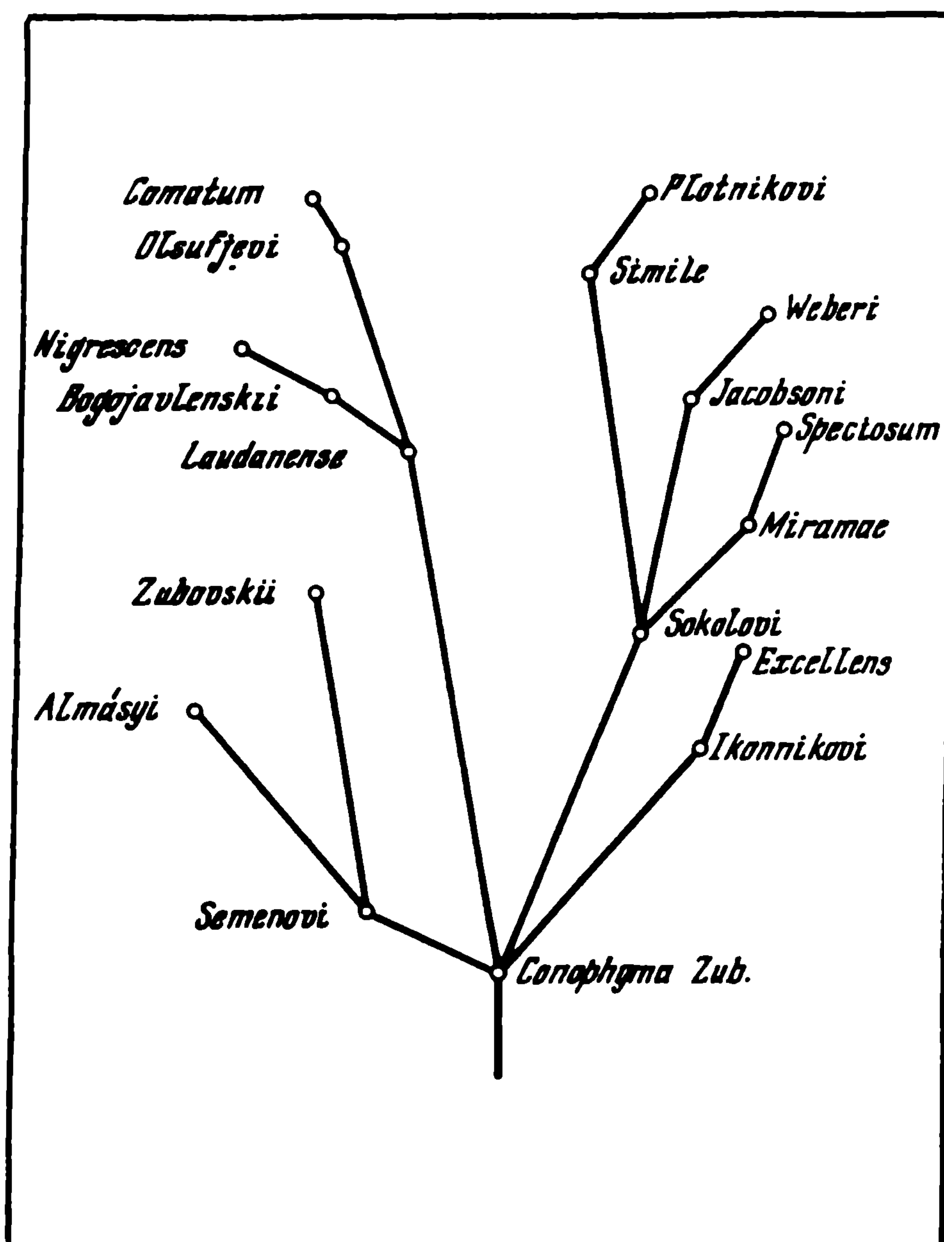


Рис. 36. Схема филогенетических отношений видовых групп внутри рода Conophyma Zub.

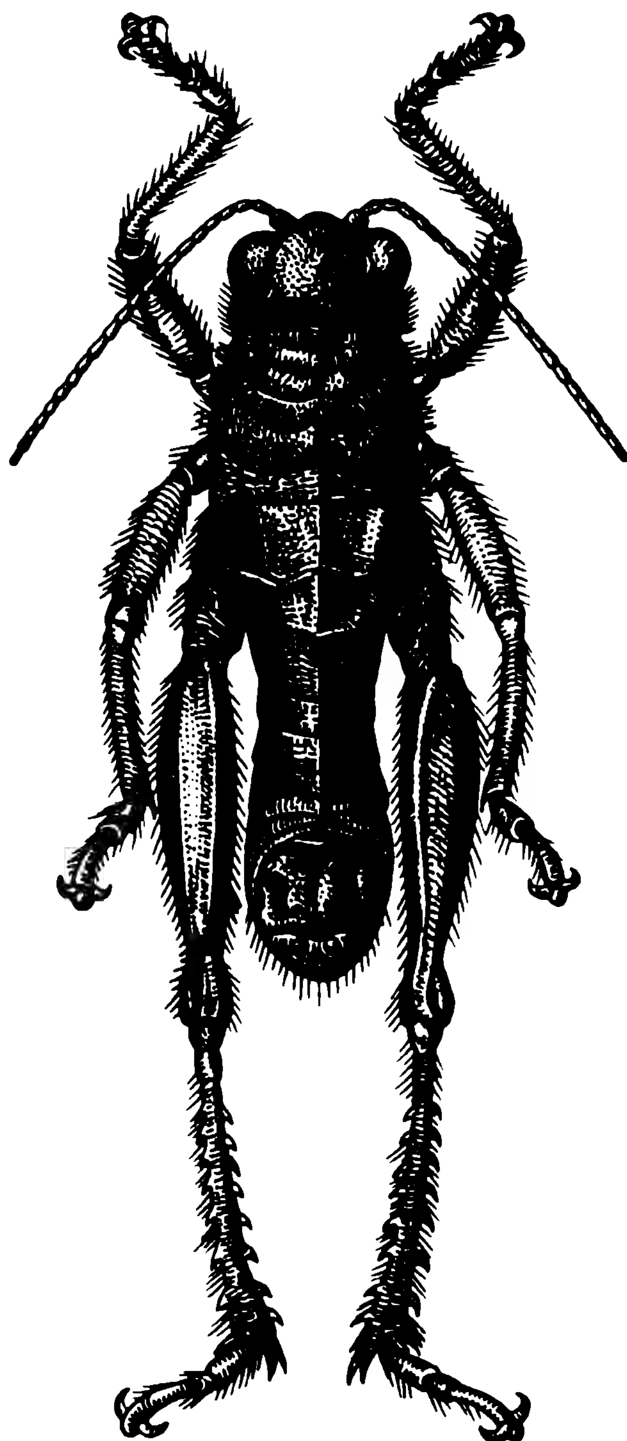
к роду Conophyma Zub., что указывает на далекое индийское происхождение и этого среднеазиатского рода.

При самом беглом знакомстве с представителями родов Paraconophyma Uv., Bienkoa Mistsh., Conophyma Zub. и Plotnikovia Um. бросается в глаза большая близость между этими родами, позволяющая судить о том, как шла их эволюция.

По-видимому, основателем всех этих родов была форма, обладающая хорошо развитыми органами летания, которые постепенно атрофировались в процессе приспособления к горным условиям.

Так, виды рода Paraconophyma Uv., из которого, по-видимому, позднее и развились роды Bienkoa Mistsh., Conophyma Zub. и Plotnikovia Um., характеризуются наличием хорошо развитых теменных ямок, зачаточных надкрылий, хорошо развитого тимпанального органа на первом брюшном тергите и присутствием вершинного шипа на наружном крае верхней стороны задних голеней. Следующую ступень эволюции можно наблюдать у представителей рода Bienkoa Mistsh., которые полностью утеряли теменные ямки и надкрылья, их тимпанальный орган сильно редуцирован, но они имеют хорошо развитый вершинный шип на наружном крае верхней стороны задних голеней. Виды рода Conophyma Zub. имеют очень неясные теменные ямки и хорошо развитый вершинный шип наружного края верхней стороны задних голеней, но полностью лишены и надкрылий и тимпанального органа. Единственный представитель рода Plotnikovia Um. уже не имеет ни теменных ямок, ни надкрылий, ни тимпанального органа, ни вершинного шипа наружного края верхней стороны задних голеней. Только у одного самца P. lanigera Um. на одной ноге был обнаружен такой вершинный шип.

Рис. 37. Plotnikovia lanigera Um, ♂ (по Бей-Биенко, Мищенко, 1951)



Род Mizonocara Um. Шесть видов этого рода — типичные представители горной фауны, обитание которых связано исключительно с отдельными горными хребтами, вследствие чего ареал рода приобретает резко выраженный островной характер. В целом ареал представляет обширную территорию, заключенную между Туркмено-Хорасанскими горами на западе и Гиссарским хребтом, Бабатагом и северо-западными отрогами Гиндукуша на востоке (Мищенко, 1947). Род наиболее близок к родам Dociostaurus Fieb. и Notastaurus B.-Bien.

Род Saxetophilus Um. до последнего времени считался монотипическим, представитель которого имеет узкий ареал, ограниченный хребтом Узунахматтау в Северной Киргизии (Umnov, 1930c). Однако теперь это положение нуждается в проверке, так как недавно к этому роду был отнесен еще один вид S. chinghaiensis Cheng Tse-ming, Hang Rong-Kuan, 1974, найденный в Китае.

XI группа. **Бореальные палеарктические роды**

[4 рода: Acridoidea — 4 (Chrysochraon Fischer, Euthystira Fieber, Gomphocerus Thunberg, Stauroderus I. Bolivar)]

Монотипические роды Chrysochraon Fisch. и Euthystyra Fieb. имеют сходную жизненную форму (специализированные фитофилы) и очень похожее географическое распространение; их представители живут в Европе, на Кавказе, в Северном Казахстане и в Сибири на восток до Приморского края, откуда они и проникают в горы Восточного Казахстана и Средней Азии, при этом Chrysochraon dispar (Germ.) обитает также и в равнинах Восточного Казахстана. Оба рода принадлежат к трибе Chrysochraontini (Bey-Bienko, 1932), имеющей ясный центр современного многообразия в Восточной Азии и отсылающей своих представителей в Северную Америку, где обитает очень близкий род Chloealtis Harris. Принадлежность этих родов к трибе Chrysochraontini, а также и их географическое распространение указывают, что они возникли на древнейшей азиатской суше — Ангарском материке.

Род Gomphocerus Thunb. объединяет четыре вида. Его представители широко распространены в северной половине Евразии, доходя на востоке до Камчатки, Приморья и Сахалина. В южной части Палеарктики (Пиренейский полуостров, Апеннинский полуостров, Балканы, Малая Азия, Кавказ, Средняя Азия) они обитают только в горах. Такой тип ареала рода или вида называют бореоальпийским (Ander, 1949), или арктомонтан-

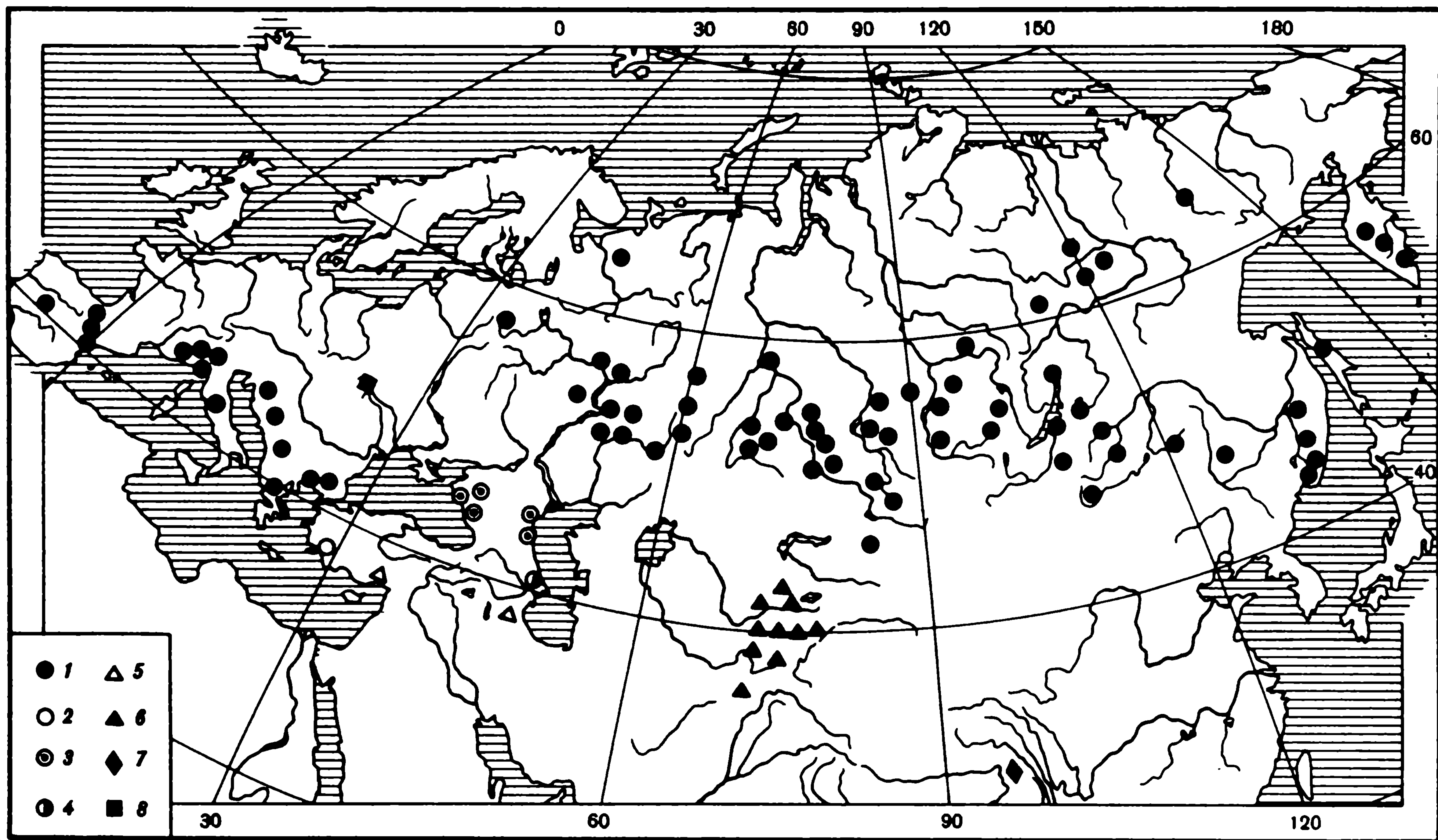


Рис. 38. Географическое распространение Gomphocerus sibiricus (L.) и его подвидов

1 — sibiricus (L.), 2 — turcicus Mistsh., 3 — caucasicus Mistsh, 4 — armeniacus (Uv.), 5 — transcaucasicus Mistsh., 6 — turkestanicus Mistsh., 7 — tibetanus (Uv.), 8 — плейстоценовая находка

ным (Камелин, 1973). Типичным бореоальпийским видом в роде Gomphocerus Thunb. является G. sibiricus (L.), который в горных районах своего ареала (рис. 38) образует эндемичные подвиды. Один из них, G. sibiricus turkestanicus Mistsh. обитает в горах Средней Азии и Западного Китая. Принадлежность рода Gomphocerus Thumb. к трибе Gomphocerini, имеющей ясный центр современного многообразия в Восточной Азии, указывает, что он ангарского происхождения.

Род Stauroderus I. Bol. Известен только один вид, злаковый хортобионт S. scalaris (F.-W.), распространенный в Западной Европе в средних и южных районах европейской части СССР, в Сибири, в Северной Монголии, на Кавказе, в Малой Азии и в горах Средней Азии.

XII группа. **Транспалеарктические роды**

[10 родов: Tettigonioidea – 7 (Tettigonia Linné, Gampsocleis Fieber, Decticus Serville, Montana Zeuner, Metrioptera Wesmaël, Bicolorana Zeuner, Roeseliana Zeuner), Acridoidea – 3 (Parapleurus Fischer, Omocestus I. Bol., Myrmeleotettix I. Bol.)]

Род Tettigonia L. объединяет свыше десяти видов, распространенных в Европе, палеарктической Азии и Северной Африке. В Средней Азии два вида – T. caudata (Charp.) и T. viridissima L. По своей жизненной форме виды этого рода тамнобионты. Древние представители подсемейства Tettigoniinae были найдены в палеогене [Pseudotettigonia amoena (Henriksen) из нижнего эоцена; Дания] (Zeuner, 1939).

Род Gampsocleis Fieb. В Европе и Азии свыше десяти видов; преимущественное распространение представителей рода в палеарктической Азии свидетельствует о его ангарском происхождении. В Средней Азии два вида – G. glabra (Hbst.) и G. schelkovnikovae Ad.

Род Decticus Serv. Несколько видов этого рода распространены по всей Европе, кроме Крайнего севера, в Северной Африке и в Палеарктической Азии. При этом тип рода, подпокровный геофил D. verrucivorus (L.), занимает большую часть ареала рода. Южным видом рода является D. albifrons (F.), распространенный во всем Средиземноморье, включая Канарские острова и о-в Мадейра, в Иране, Ираке и на Кавказе. Оба эти вида представлены в Средней Азии. Остальные виды имеют локальное распространение. Так, D. londoni Rme и D. aprutianus Capra обитают на Апеннинском полуострове, D. nigrescens Tarb. – в Приморском крае, а D. japonicus – в Японии. Ископаемые виды подсемейства Decticinae известны из нижнего миоцена (Eudecticus maculatus Pongracz, 1928; Югославия: Хорватия).

Род Montana Zeun. включает около двадцати видов, из которых почти половина встречаются в Средиземноморье (Zeuner, 1941). В Средней Азии представлены два вида – M. eversmani (Kitt.) и M. tianshanica (Uv.).

В роде Metrioptera Wesm. около десяти европейско-азиатских видов. Ареал рода с запада на восток протянулся от Великобритании до Камчатки и Приморского края, а с севера на юг – от Кольского полуострова до Пиренейского полуострова. Из Средней Азии к этому роду провизорно отнесена Metrioptera (?) crassipes B.-Bien., описанная из Центрального Копетдага (Бей-Биенко, 1951).

Род Bicolorana Zeun. состоит из трех видов. Основу ареала рода составляет ареал злакового хортобионта B. bicolor Phil., широко распространенного в Европе и Азии, в том числе и в Средней Азии. Остальные два вида

более локализованы: один, B. kuntzeni Rme. — на Балканском полуострове, другой, B. burri Uv., — на Кавказе и в Закавказье.

К роду Roeseliana Zeun. В. Рамме относил восемь форм в качестве самостоятельных видов (Ramme, 1951). Но еще Сергей П. Тарбинский (1940) показал, что R. pylnovi (Uv.), описанная из Бакуриани, является синонимом R. fedschenkoi (Sauss.), установленной для Средней Азии (Saussure, 1874). Кроме того, он предположил, что может быть правильнее и этот вид считать только подвидом R. roeseli (Hag.). В свете последних исследований (Götz, 1969) выясняется, что род Roeseliana Zeun включает только два вида: R. roeseli (Hag.) и R. fedtschenkoi (Sauss.). Ареал первого из них занимает бóльшую часть Западной Европы, почти всю европейскую часть СССР, Северный Кавказ, юг Западной Сибири, Северный и Восточный Казахстан и северную часть Монголии. Ареал второго вида располагается южнее в виде полосы, ограниченной 42 и 47° сев. широты. В этих пределах политипический вид R. fedtschenkoi (Sauss.) распадается на 6—7 подвидов. Характерно, что на Карпатах найдена смешанная популяция, в которой у отдельных особей признаки уклоняются или в сторону R. roeselli (Hag.), или в сторону R. fedtschenkoi (Sauss.) (Götz, 1969). В период 1945—1951 гг. Roeseliana roeseli (Hag.) была завезена в Северную Америку, где площадь, занятая этим видом, все время расширяется. В Европе вид представлен обычно короткокрылыми особями и является злаковым хортобионтом. В Северной Америке выражена длиннокрылая форма (Vickery, Kevan, 1966; Vickery, Johnston, 1970).

Род Parapleurus Fisch. представлен одним видом, обитающим в Европе, в Южной Сибири, и Казахстане, на Дальнем Востоке, на Кавказе, в Малой и Средней Азии, P. aliaceus (Germ.); вид ангарского происхождения, распадается на два подвида, из которых один, P. aliaceus turanicus Tarb., обитает в Восточном Закавказье, Северо-Западном Иране и в Средней Азии.

Род Omocestus I. Bol. тоже ангарского происхождения; в его составе около двадцати восьми видов, распространенных в Северо-Западной Африке, в Европе, на Кавказе, в Передней и Средней Азии, в Казахстане, Сибири, Монголии, Корее и Китае. В Средней Азии пять видов, все — злаковые хортобионты.

В роде Myrmeleotettix I. Bol. четыре вида, распространенные почти по всей Европе, в Марокко и Малой Азии, на Кавказе, в Казахстане, Сибири и Монголии. Так как все эти виды встречаются в Западной Сибири, ангарское происхождение рода не вызывает сомнений. В Среднюю Азию заходит только один вид — M. pallidus (Br.-W.).

XIII группа. **Голарктические роды**

[2 рода: Acridoidea — 2 (Aeropedellus Hebard, Chorthippus Fieber)]

В настоящее время известно шесть видов рода Aeropedellus Heb., обитающих в горах Западной Европы, на Северном Кавказе, на юго-востоке европейской части СССР, в Казахстане, в Сибири, на Камчатке, в Монголии и в Северной Америке. Из них Ae. variegatus (F.-W.) широко представлен в Евразии, где является типичным бореоальпийским видом, имеющим дизъюнктивный ареал, состоящий из обособленных участков в бореальной зоне и в горных районах Палеарктики (Ander, 1949) Для Северной Америки указано два вида (Vickery, 1967), из которых один, Ae. arcticus Heb., был описан в качестве подвида Ae. variegatus (F.-W.). В Среднюю

Азию заходит всего один вид — Ae. volgensis (Predt.) (Мальковский, 1964).

Род Chorthippus Fieb. объединяет свыше 80 видов, живущих в умеренных широтах северной части Старого Света. Только один вид, Ch. curtipennis (Harris), обитает в Северной Америке, где распространен почти повсеместно (Vickery, 1967). Около 35 видов зарегистрированы в Средней Азии, причем большинство из них являются эндемиками гор этого региона или представлены эндемичными подвидами. В этой связи род Chorthippus Fieb. нужно рассматривать в качестве рода ангарского происхождения, который на территории гор Средней Азии имел крупный вторичный центр видообразования.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ИСТОЧНИКИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

В настоящее время зарегистрировано 132 рода и свыше 400 видов прямокрылых, распространенных на территории Средней Азии (Правдин, 1978). В состав этой фауны входят представители 12 семейств. Основная масса родов и видов комплектуется за счет 5 семейств: Acrididae, Tettigoniidae, Gryllidae, Pamphagidae и Eumastacidae.

Как видно из табл. 1, наиболее обильно представлено семейство Acrididae, на долю которого приходится 50% родов и свыше 60% видов. Резкое преобладание короткоусых прямокрылых (Caelifera) над длинноусыми (Ensifera) составляет одну из характерных особенностей среднеазиатской фауны. Это объясняется сильным развитием здесь ксерофильного элемента, который комплектуется за счет пустынных, пустынно-степных и степных саранчовых (Acridomorpha). Указанная особенность существенно отличает среднеазиатскую фауну Orthoptera от фаун других горных районов южной части Палеарктики, где климат предгорий смягчен влиянием моря (Передняя Азия, Балканский полуостров, Кавказ). Здесь видов кузнечиков значительно больше — приблизительно столько, сколько саранчовых (Правдин, 1964б).

Вторая особенность изучаемой фауны — наличие в ней интенсивного формообразовательного процесса, показателем чего является высокий процент видов, формирующих на равнинах и в горах Средней Азии специфичные подвиды. Это, опять-таки, наиболее ярко выражено у саранчовых; из 74 видов прямокрылых, представленных здесь несколькими подвидами или одним, но эндемичным, 58 (78,3%) относятся к семействам Acrididae и Pamphagidae (табл. 1). Следует отметить, что как в табл. 1, так и в последующих, в графу "число видов, образующих подвиды", не входят те виды, которые в пределах своего достаточно широкого ареала, хотя и распадаются на ряд подвидов, но не имеют подвидовых форм, эндемичных для Средней Азии. Примерами могут служить Aiolopus thalassinus (Fabr.) и Eyprepocnemis plorans (Charp.), представленные в Туранской низменности такими подвидами, ареалы которых сформировались далеко за ее пределами (рис. 11).

Третья особенность среднеазиатской фауны прямокрылых — ее высокий родовой и видовой эндемизм (табл. 1), что видно из следующих показателей: эндемичных родов — 23,5%, эндемичных видов — 58,6%, а эндемичных видов и подвидов в совокупности — 64,5%.

Четвертая особенность заключается в сложности формирования этой фауны, связанной с проникновением на территорию Средней Азии в тече-

Таблица 1

Таксономическая структура фауны прямокрылых Средней Азии

Семейства	Число родов		Число видов			Число видов и подвидов	
	всего	эндемичных	всего	эндемичных	распадающихся на подвиды	всего	эндемичных
Acrididae	66	11	262	151	48	340	218
Tettigoniidae	32	10	69	43	7	77	47
Gryllidae	14	2	27	10	5	32	13
Pamphagidae	7	5	22	19	10	40	36
Eumastacidae	3	3	18	18	1	20	20
Tetrigidae	3	–	7	1	2	9	3
Pyrgomorphidae	2	–	2	1	–	2	1
Gryllotalpidae	1	–	3	–	–	3	–
Tridactylidae	1	–	3	–	–	3	–
Stenopelmatidae	1	–	1	1	–	1	1
Brodyporidae	1	–	1	–	1	1	–
Oecanthidae	1	–	1	–	–	1	–
Итого:	132	31	416	244	74	529	339

ние длительного исторического периода различных исходных зоогеографических элементов. Проведенное изучение родовых ареалов дает основание к выделению девяти таких элементов. Как видно из таблицы 2, участие каждого из них в формировании современной фауны различно. Рассмотрим их основные особенности.

Среднеазиатский автохтонный элемент. Наиболее обильно представлен в фауне Средней Азии по числу родов, видов и подвидов (табл. 2). Из 30 составляющих его родов, только четыре (Asiotmethis Uv., Eremippus Uv., Alticolana Zeun. и Tarbinskia Mistsh.), возникнув на территории Средней Азии, имеют своих представителей за ее пределами. Поэтому преобладающее число видов в этой группе являются среднеазиатскими эндемиками (табл. 3). По своему происхождению эндемичные роды распадаются на роды, формировавшиеся в Туранской низменности и роды горные. Эндемичных равнинных родов восемь; это они, в первую очередь, заселяли территорию, освобождающуюся в связи с высыханием восточной части моря Тетис. Их группа выражена четырьмя жизненными формами: микротамнобионты, эремобионты, псаммобионты и фиссуробионты.

Горных эндемичных родов значительно больше (18), а спектр жизненных форм совершенно иной; в нем явно доминируют травоядные хортобионты, на долю которых приходится свыше половины видов. Специфичными для гор Средней Азии являются и такие жизненные формы, как петробионты и литобионты, возникновение которых связано с образованием в горах каменистых осыпей. Этот характерный спектр пополняется еще тамнобионтами и микротамнобионтами. Эволюция всего данного комплекса родов протекала на территории Средней Азии в связи с процессами орогенеза. В этом отношении особенно интересен род Conophyma

Таблица 2

Исходные зоогеографические элементы в фауне прямокрылых Средней Азии

Исходные зоогеографические элементы	Число				
	родов	видов			видов и подвидов
			эндемичных	распадающихся на подвиды	
Среднеазиатский автохтонный	30	165	157	30	215
Ангарский	23	81	43	10	96
Эфиопский	23	40	8	5	43
Средиземноморский	19	52	17	11	70
Переднеазиатский	13	19	9	3	23
Атлантический	11	36	8	10	53
Палеотропический Старого Света	10	20	1	3	23
Центральноазиатский	1	1	—	1	1
Понто-каспийский	1	1	1	—	1
Неопределенный	1	1	—	1	2

Zub. Как указывалось выше, он близок к родам Dinaria Popov и Paraconophyma Uv., представленным мелкими, иногда трудно различимыми высокогорными формами с узко локальным распространением. Тип рода Dinaria Popov, D. mirzayani Popov, был описан из Динарских гор в Иране (Popov, 1951). Позднее к этому роду Е.М. Шумаков (1963) отнес описанную Г.Я. Бей-Биенко (1960) тоже из Ирана, под условным названием Paraconophyma (?) subaptera B.-Bien., оригинальную бескрылую форму, у которой выступ передней груди вполне сходен с таковым у D. mirzayani Popov. Что касается видов рода Paraconophyma Uv., то один из них описан из Афганистана, два — из Ирана и три — из Северной Индии (Uvarov, 1921b; Popov, 1951; Шумаков, 1963). Наличие в горах Памиро-Алая промежуточного рода Bienkoa Mistsh., связывающего рода Conophyma Zub., Dinaria Popov и Paraconophyma Uv., указывает на индийское происхождение среднеазиатских автохтонных родов этой группы. Принадлежность их к подсемейству Catantopinae, основная масса которых еще и в настоящее время живет исключительно в тропических странах, дает возможность рассматривать роды Bienkoa Mistsh., Conophyma Zub. и Plotnikovia Um. как реликты домиоценовой, широко распространенной когда-то тропической фауны.

Тропическая фауна могла проникнуть в Среднюю Азию только после высыхания древнего моря Тетис, водами которого она была покрыта до олигоцена (Борисяк, 1931). На грани олигоцен-миоцена и, особенно, в миоцене Средняя Азия и прилегающие к ней страны (Иран, Афганистан, Индия) были охвачены интенсивными горообразовательными процессами (Борисяк, 1931; Архангельский, 1934; Попов В.И., 1938). В результате этих процессов тропическая фауна была постепенно поднята вместе с почвой на громадные высоты, при этом часть фауны, по-видимому, мигрировала в равнины, другая часть вымерла, а третья послужила источни-

Таблица 3

Среднеазиатский автохтонный элемент

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии			
			всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Asiotmethis Uv.	III	птб	3	2	1	7
Eremippus Uv.	III	мтб	17	13	2	19
Ammoxenulus B.-Bien.	VIII	псб	2	2	—	2
Cophaphonus Tarb.	VIII	фб	4	4	—	4
Grylliscus Tarb.	VIII	фб	1	1	—	1
Trinchus F.-W.	VIII	эб; псб	7	7	2	9
Strumiger Zub.	VIII	псб	1	1	1	3
Bufonacridella Ad.	VIII	мтб	1	1	—	1
Diexis Zub.	VIII	мтб	7	7	1	10
Ptetica Sauss.	VIII	эб	1	1	—	1
Alticolana Zeun.	IX	тх	1	1	—	1
Tarbinskia Mistsh.	IX	тх	1	—	—	1
Glyphonotus Redt.	X	тб	5	5	1	6
Ceraeocercus Uv.	X	тб	1	1	1	2
Ferganusa Uv.	X	птб	1	1	—	1
Bergiola Stshelk.	X	мтб	4	4	—	4
Litoxenus B.-Bien.	X	лб	4	4	—	4
Tadzhikia Mistsh.	X	?	2	2	1	3
Squamiana Zeun.	X	тх	1	1	—	1
Semenoviana Zeun.	X	тх	5	5	—	5
Eumetrioptera Mir.	X	лб	6	6	—	6
Clinomastax B.-Bien.	X	тх	1	1	—	1
Phytomastax B.-Bien.	X	мтб	8	8	—	8
Gomphomastax Br.-W.	X	тх; тб	9	9	1	11
Pezotmethis Uv.	X	птб	4	4	3	10
Melanotmethis Uv.	X	птб	1	—	1	2
Atrichotmethis Uv.	X	птб	1	—	—	1
Bienkoa Mistsh.	X	тх	1	1	1	4
Conophyma Zub.	X	тх	64	64	14	86
Plothikovia Um.	X	тх	1	1	—	1
Итого:			165	157	30	215

тб — тамнобионт, мтб — микротамнобионт, тх — травоядный хортобионт, эб — эремобионт, псб — псаммобионт, птб — петробионт, лб — литобионт, фб — фиссуробионт

ком формирования многочисленных форм ореогеннетов (Семенов-Тян-Шанский, 1937).

Оставшаяся часть постепенно изменялась физиологически, морфологически и этологически в процессе адаптаций к новым условиям почвы, растительности и микроклимата. Постепенность и замедленность протекания тектонических и горообразовательных процессов создали предпосылки к формированию в пределах рода Conophyma Zub. локальных высокогорных форм в различных хребтах Джунгарии, Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

Периоды оледенений и вообще изменений климата в сторону его похолодания, как это имело место, несомненно, в четвертичный период (Попов В.И., 1932; Герасимов, Марков, 1939), вызывали обширные смещения альпийских фаун и выход некоторых горных форм на равнину. Наступавшее вновь потепление заставляло часть их вернуться в горные области, оставив, однако, некоторые завоеванные менее высокие предгорные места за собой. Это явление как раз объясняет широкое распространение Conophyma sokolovi Zub. (рис. 34) в предгорьях центральных среднеазиатских хребтов и наличие ее в хребтах Каратау (Южный Казахстан) и Нуратау, отделенных ныне от других хребтов пустынями, существовавшими уже в неогене (Попов М.Г., 1927; Попов В.И., 1938).

К реликтам домиоценовой тропической фауны нужно отнести и три среднеазиатских рода эумастацид — Clinomastax B.-Bien., Phytomastax B.-Bien. и Gomphomastax Br.-W. Семейство Eumastacidae характерно для лесных областей тропического пояса. Совсем недавно из Гвианы описана своеобразная фауна дендрофильных эумастацид, состоящая из 57 видов, населяющих кроны деревьев на высоте не менее 20 м над землей (Descamps, 1978). Характерно, что среднеазиатские потомки дендрофильных Eumastacidae так же, как и виды рода Conophyma Zub., бескрылы. Среди них есть тамнобионты, микротамнобионты и травоядные хортобионты. При этом хорошо прослеживается связь между травоядными хортобионтами и тамнобионтами, что было показано М.Е. Черняховским (1967) на примере Gomphomastax clavata plotnikovi C. Bol. В Чаткальском хребте личинки этого вида живут и питаются вместе с личинками Conophyma dirshi procerum Mistsh. на широколиственных травах, а имаго переходит на кустарники и, частично, на деревья. Характерно, что в онтогенезе вид приобретает некоторые морфологические признаки, типичные для тамнобионта. Так, у имаго хорошо выражена асимметрия шипов на задних голенях, отсутствующая у молодых личинок.

Все три рода среднеазиатских эумастацид относятся к подсемейству Gomphomastacinae, в котором входящие в его состав 7 родов ограничены в своем распространении горами Средней Азии, Западными Гималаями и Северным Гиндукушем. Такая изолированность всего подсемейства от других Eumastacidae свидетельствует о том, что его представители должны рассматриваться как реликты домиоценовой тропической фауны, проникшей в Среднюю Азию до образования на ее территории горных систем. Следует иметь в виду, что еще в первой половине третичного периода древние пенеплены Тянь-Шаня и Памира, являясь частью платформы Ангарского материка, были почти выравненными равнинами (Марков, 1960).

Если в случае таких среднеазиатских родов, как Conophyma Zub. Bienkoa Mistsh., Clinomastax B.-Bien., Phytomastax B.-Bine. и Gomphomastax Br.-W., мы имеем дело с производными домиоценовой тропической фауны, то иная картина наблюдается при выяснении происхождения автохтонных петробионтов. Сюда относятся роды: Atrichotmethis Uv., Asiotmethis Uv., Pezotmethis Uv., Melanotmethis Uv., Thrinchus F.-W. и Strumiger Zub. Они входят в состав семейства Pamphagidae, которое особенно богато представлено в пустынях Южной Африки и Средиземноморья, но отдельные его представители обитают в Южной и в Центральной Америке, в Восточной Азии и в Австралии. Такое географическое распространение семейства говорит о его глубокой древности. Обитание наиболее примитивных Pamphagidae в Южной Америке, Южной Африке и Австралии указывает, что эволюция семейства протекала в южном

полушарии. Наличие же современного центра многообразия семейства в Африке, как Северной, так и Южной, говорит, что, по-видимому, местом его возникновения является Африканский материк, который долгое время находился в прямой связи со всеми остальными материками южного полушария. Так, связь между Африкой и Австралией, осуществлявшаяся через Индию, прекратилась, по-видимому, к началу юрского периода, а окончательное отделение Африки от Индии происходило в эоцене (Wegener, 1922); еще в верхнем мелу существовало соединение между Африкой и Южной Америкой.

Таким образом, хотя в ископаемом состоянии представители Pamphagidae не известны (Щаров, 1968), можно предполагать, что семейство возникло ранее юрского периода и к его началу было уже широко распространено в южном полушарии. В пользу этого говорят данные о значительном развитии пустынь в этот период именно в южном полушарии (Köppen, Wegener, 1924), а также указания о широком распространении сухого безводного климата на территории существовавшего тогда обширного Гондванского материка и, в частности, в Африке (Du Toit, 1927; Brooks, 1928; Seward, 1931).

Ангарский элемент. Представлен 23 родами; по числу видов и подвидов он в два раза беднее автохтонного среднеазиатского элемента (табл. 2). Все роды отличаются большими ареалами; основу ангарского элемента составляют транспалеарктические роды, вместе с бореальными арктическими и голарктическими. Доминирующей группой жизненных форм здесь являются злаковые хортобионты (15 родов), которым сопутствуют специализированные фитофилы (2 рода) и факультативные хортобионты (2 рода). Морфо-экологическая специфика этих жизненных форм определяется их тесной связью с луговыми, лугово-степными и степными растительными ассоциациями. Только один род ангарского происхождения из числа представленных в Средней Азии, а именно Bryodema Fieb., состоит из типичных пустынных эремобионтов (табл. 4).

История проникновения ангарских элементов фауны и флоры представляется в следующем виде. Как известно, современная Восточная Азия представляет собой одну из древнейших суш земного шара и занимает почти весь древний Ангарский материк, на территории которого возникла своеобразная фауна и флора (Diels, 1918; Kusnezov N.J., 1925; Сушкин, 1925; Попов М.Г., 1927; Уваров, 1927; Uvarov, 1928с; Кузнецов Н.Я., 1929; Kusnezov N.J., 1935; Кузнецов Н.Я., 1938 и другие). Современным прогрессивным и реликтовым центром ангарской фауны и является Восточная Азия. В палеогене же эта фауна имела, по-видимому, наибольшее развитие на циркумполярной суше северного полушария, откуда она была оттеснена в конце неогена похолоданием, наступившим в районе полюса к югу в Южную Европу, в Малую Азию, в горы Средней и Центральной Азии, в южные части Китая и Японии и в Северную Америку (рис. 39). Вследствие этого, в некоторых местах нового обитания многие ангарские элементы нашли благоприятные условия для своего существования. Таким путем создались вторичные центры развития ангарской фауны на Пиренейском и Балканском полуостровах, в Альпах, на Кавказе и в Малой Азии, а также и в Северной Америке, содержащие многочисленных эндемиков.

Особенно мощным центром в Старом Свете был малоазиатский или анатолийский центр, который, по-видимому, объединял весь Кавказ, Малую Азию и Северо-Западный Иран. В этом-то центре, из более ксерофильных ангарских элементов возникла новая оригинальная фауна степно-

Таблица 4

Ангарский элемент

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии			
			всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Pararcyptera Tarb.	III	зх	1	—	1	2
Ramburiella I. Bol.	III	зх	3	—	—	3
Euchorthippus Tarb.	III	зх	2	—	—	2
Stenobothrus Fisch.	III	зх	7	3	—	7
Celes Sauss.	III	фх	1	—	—	1
Bryodema Fied.	VI	эб	3	2	—	3
Pezohippus B.-Bien.	VIII	зх	1	1	—	1
Mesasippus Tarb.	VIII	зх	6	6	1	8
Saxetophilus Um.	X	зх	1	1	—	1
Chrysochraon Fisch.	XI	сф	1	—	1	2
Euthystira Fieb.	XI	сф	1	—	—	1
Gomphocerus Thunb.	XI	фх	1	—	1	1
Stauroderus I.Bol.	XI	зх	1	—	—	1
Tettigonia L.	XII	тб	2	—	—	2
Gampsocleis Fieb.	XII	пг	2	—	—	2
Metrioptera Wesm.	XII	тх	1	1	—	1
Bicolorana Zeun.	XII	зх	1	—	—	1
Roeseliana Zeun.	XII	зх	1	—	—	1
Parapleurus Fisch.	XII	зх	1	—	—	1
Omocestus I.Bol.	XII	зх	5	1	—	5
Myrmeletettix I.Bol.	XII	зх	1	—	—	1
Aeropedellus Heb.	XIII	зх	1	—	—	1
Chorthippus Feib.	XIII	зх	37	28	6	48
Итого:			81	43	10	96

тб — тамнобионт, сф — специализированный фитофил, зх — злаковый хортобионт, фх — факультативный хортобионт, пг — подпокровный геофил, эб — эремобионт.

го типа; в частности сформировались роды Stenobothrus Fisch., Dasyhippus Uv. и Ramburiella I. Bol. В пользу этого говорит наличие в анатолийском центре девяти видов рода Stenobothrus Fisch., трех (из четырех) видов рода Ramburiella I. Bol и двух эндемичных видов рода Dasyhippus Uv. (Karabag, 1958). Присутствие же в этом центре, кроме трех видов рода Ramburiella I. Bol., представителей родов Pararcyptera Tarb. и Arcyptera Serv., а также наличие на Кавказе эндемичного рода Caucasippus Uv., близкого к этим родам, говорит о том, что именно здесь происходила вторичная эволюция этой указанной группы саранчовых, давшая толчок к возникновению родов Ramburiella I. Bol. и Caucasippus Uv.

По окончании ледникового периода большая часть ангарской фауны ушла опять, главным образом, на север, так как наличие сильно развитых пустынь на юге и их постепенное прогрессивное движение к северу не дало возможности ей распространиться в южном направлении, хотя отдельные формы, несомненно, смогли проникнуть далеко на запад и восток. Вот

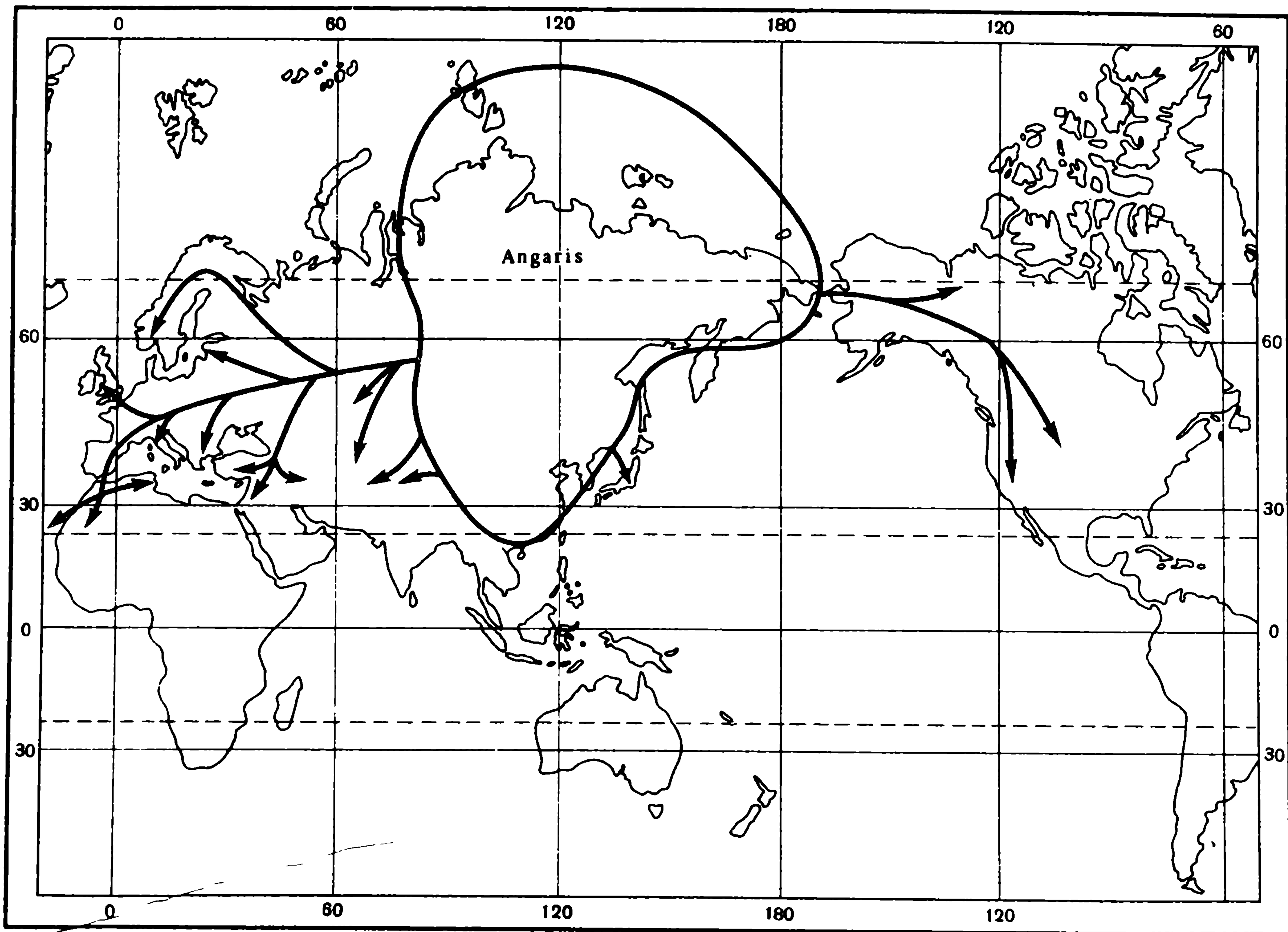


Рис. 39. Схема путей и границ расселения ангарских представителей отряда Orthoptera по земному шару (Очертание Ангарского материка по Arldt, 1919)

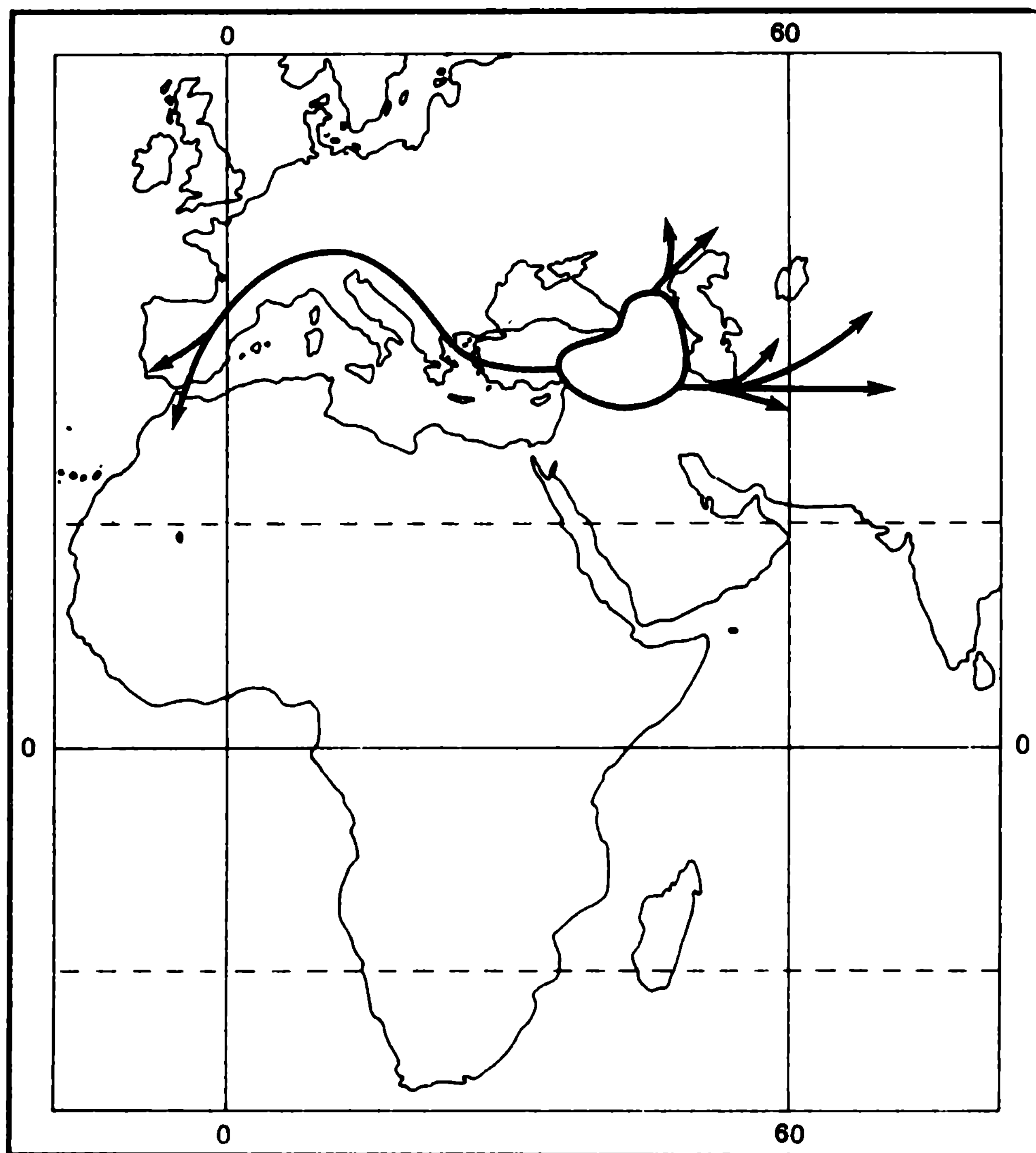


Рис. 40. Центр возникновения рода Ramburiella I. Bol. и пути расселения его представителей

этим-то путем и распространился род Ramburiella I. Bol. в Южную Францию, в Испанию и в Северо-Западную Африку, на юго-восток европейской части СССР, в Среднюю Азию и на запад Пакистана (рис. 40) . Последующее усиление ксеротермизации климата, вызвавшее быстрое развитие пустынь,повлекло за собой разрыв ареала рода Ramburiella I. Bol. Расселение же представителей рода Stenobothrus Fisch. шло, по-видимому, только на северо-запад, север и северо-восток. Если это справедливо, тогда легко понять, почему этот род не представлен в Гималаях, фауна которых содержит несколько эндемичных видов таких типичных ангарских родов, как Omocestus I. Bol. и Chorthippus Fieb.

Изучение родственных связей между отдельными родами трибы Chorthippini приводит к выводу, что род Stenobothrus Fisch. произошел от представителей ангарского лугового рода Omocestus I. Bol. путем их адаптации к степным условиям. Подтверждение этому можно найти не только в анатомо-морфологической близости imago (жилкование надкрылий, половые органы самцов и самок и другие признаки) , но и в структуре кубышки, характерной как раз для северных мезофильных видов. Сам факт обкладывания экскрементами наружной стенки кубышки у видов рода Stenobothrus Fisch. необходимо рассматривать, как приспособление к более сухим условиям их современного обитания. Экскременты, в силу своей гигроскопичности, способствуют поддерживанию необходимой влажности для развития яиц в кубышке.

Таблица 5

Эфиопский элемент

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии			
			всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Acheta Fabr.	I	фб	2	1	—	2
Tetrix Latr.	I	гб	5	1	2	7
Paratettix I.Bol.	I	гб	1	1	—	1
Phaneroptera Serv.	II	сф	3	—	—	3
Gryllopsis Chop.	II	фб	1	1	—	1
Pyrgomorpha Serv.	II	фх	1	—	—	1
Chrotogonus Serv.	II	гб	1	1	—	1
Tropidopola Stål	II	озх	1	—	1	2
Anacridium Uv.	II	тб	1	—	—	1
Eyprepocnemis Fieb.	II	тб	2	1	—	2
Acrida L.	II	озх	1	—	—	1
Truxalis Fabr.	II	озх	1	—	—	1
Aiolopus Fieb.	II	фх	4	1	—	4
Hilethera Uv.	II	фх	1	—	—	1
Locusta L.	II	пм	1	—	—	1
Oedaleus Fieb.	II	пг	2	—	—	2
Acrotylus Fieb.	II	эб	1	—	—	1
Thisoicetrinus Uv.	III	тб	1	—	—	1
Ochrilidia Stål.	III	сф	3	1	1	4
Epacromius Uv.	III	фх	2	—	—	2
Tylopsis Fieb.	IV	сф	1	—	—	1
Sphodromerus Stål	IV	фх	1	—	—	1
Heteracris Walk.	IV	тб	3	—	1	4
Итого:			40	8	5	45

тб — тамнобионт, сф — специализированный фитофил, озх — осоково-злаковый хортобионт, фх — факультативный хортобионт, пм — перелетный мигрант, пг — подпокровный геофил, гб — герпетобионт, эб — эремобионт, фб — фиссуробионт

Наличие представителей рода Stenobothrus Fisch. в горах Средней Азии и Северо-Западной Африки также подтверждает, что это типичный ангарец, так как такое географическое распространение характерно для ряда ангарских родов (например, Omocestus I. Bol., Chorthippus Fieb., Euchorthippus Tarb., Pararcyptera Tarb. и Ramburiella I. Bol.), которые смогли преодолеть Средиземное море именно в районе Пиренейского полуострова — Марокко, Алжира, когда там существовала прямая связь. При этом весьма полезно вспомнить слова крупнейшего знатока саранчевых Б.П. Уварова (1927), который писал: ". Такие ангарские реликты особенно многочисленны в северо-восточных частях края, в горах Семиречья и Семипалатинской губернии, где мы находим, например, такие характерные северные формы, как Gomphocerus sibiricus, Podisma, Omocestus viridulus и др. Однако и в более южных хребтах присутствие видов родов Arcyptera, Chorthippus и других приходится приписать тому же процессу.

Здесь уместно будет упомянуть о том, что эта же ангарская фауна может быть в эту же эпоху, но может быть и в иную распространилась по высоким нагорьям Тибета и Гималаев вплоть до западных окраин последних, а на севере от нашего края — в Сибири и Европе шло расселение ее на запад до самого Атлантического океана" (Уваров, 1927, с. 33—34).

Косвенным доказательством ангарского происхождения рода Stenobothrus Fisch. может служить совместное нахождение ископаемых Stenobothrus femoralis (Heer) и Bryodema croatica Pong. в Венгрии (Pongracz, 1928), так как ангарское происхождение рода Bryodema Fieb. вне всяких сомнений.

Крайняя близость родов Stauroderus I. Bol., Saxetophilus Um. и Euchorthippus Tarb. с родом Chorthippus Fieb. говорит о том, что все они, по-видимому, произошли от этого рода. Об этом свидетельствует и то обстоятельство, что род Euchorthippus Tarb. был выделен из рода Chorthippus Fieb., а род Saxetophilus Um. представляет собой явное производное рода Chorthippus Fieb. в высокогорных условиях, что указывает на его относительно недавнее возникновение.

Эфиопский элемент. Число родов здесь такое же, как и в случае ангарского элемента, но количество видов в два раза меньшее (табл. 2). Кроме того, бросается в глаза иной спектр жизненных форм и сниженная эволюционная активность.

В спектре жизненных форм полностью отсутствуют злаковые хортобионты (табл. 5), столь характерные для ангарского элемента (табл. 4). Их замещает комплекс жизненных форм, в котором сочетаются тамнобионты, осоково-злаковые хортобионты, факультативные хортобионты, фиссуробионты и геобионты. Объясняется это тем, что эфиопский элемент представлен в Средней Азии производными двух африканских фаун — тропической саванной и тропической лесной. Отголосками первой из них, саванной, являются связанные со злаковыми ассоциациями роды — Acrida L., Truxalis Fabr., Tropidopola Stål. Все они в Средней Азии комплектуют группу осоково-злаковых хортобионтов. К ним примыкает факультативный хортобионт Pyrgomorpha conica deserti B.-Bien.

По характеру ареала к этим родам близок род Chrotogonus Serv., но вся триба Chrotogonini, к которой он относится, связана с тропическими лесами (Kevan, 1959). Из этой лесной тропической фауны в Среднюю Азию, в первую очередь, по-видимому, проникли герпетобионты (Chrotogonus Serv., Tetrix Latr., Paratettix I. Bol.), а может быть и сверчки-фиссуробионты и некоторые тамнобионты, обитающие на лесных опушках по берегам водоемов.

Среди родов эфиопского происхождения есть более древние и менее древние. Примером более древних родов могут служить Acrida L. и Aiolopus Fieb., виды которых встречаются на о-ве Мадагаскар, а на востоке доходят до Австралии (рис. 9; 11). Менее древние, такие, как Chrotogonus Serv., Anacridium Uv. и Truxalis Fabr., очевидно, возникли уже после отделения о-ва Мадагаскар от Африканского континента.

О том, что эволюционная активность эфиопского элемента в Средней Азии резко снижена по сравнению с ангарским элементом, мы можем судить по двум показателям. Во-первых, на территории Средней Азии сформировалось всего восемь эндемичных видов. Во-вторых, число видов, распадающихся на подвиды, равно только пяти.

Средиземноморский элемент. По числу родов, представленных в Средней Азии, стоит на четвертом месте (19), уступая и ангарскому и

Таблица 6

Средиземноморский элемент

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии			
			всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Eugryllodes Chop.	I	фб	3	1	1	4
Medecticus Uv.	III	пг	1	—	—	1
Platycleis Fieb.	III	фх;	8	5	2	11
Eremogryllodes Chop.	III	бб	2	1	—	2
Dericorys Serv.	III	тб	3	—	—	3
Calliptamus Serv.	III	фх; пм	4	—	3	9
Duroniella I. Bol.	III	фх	5	3	—	5
Dociostaurus Fieb.	III	фх; пм	5	—	1	9
Notostaurus B.-Bien.	III	фх	2	1	2	5
Hyalorrhipis Sauss.	III	псб	2	—	—	2
Leptopternis Sauss.	III	псб	2	—	—	2
Poecilimon Fisch.	IV	тх	2	1	—	2
Tessellana Zeun.	IV	фх	1	—	—	1
Gryllomorpha Fieb.	IV	бб	1	—	—	1
Helioscirtus Sauss.	IV	эб	1	—	—	1
Kazakia B.-Bien.	VIII	мтб	1	—	—	1
Mizonocara Uv.	X	фх	5	4	1	5
Decticus Serv.	XII	пг	2	—	1	4
Montana Zeun.	XII	фх	2	1	—	2
Итого:			52	17	11	70

тб — тамнобионт, мтб — микротамнобионт, тх — травоядный хортобионт, фх — факультативный хортобионт, пм — перелетный мигрант, пг — подпокровный геофил, эб — эремобионт, псб — псаммобионт, фб — фиссуробионт, бб — ботробионт

эфиопскому элементам. Но по общему количеству видов и подвидов, а также по степени выраженности эндемизма, значительно превосходит эфиопский элемент. Кроме того, он занимает второе место по числу видов, распадающихся на подвиды на территории Средней Азии (табл. 2). Следовательно, его эволюционная активность не затухает и в настоящее время.

Своеобразен спектр жизненных форм; в нем, так же как и в случае с эфиопским элементом, полностью отсутствуют злаковые хортобионты, но нет здесь и осоково-злаковых хортобионтов. В целом это комплекс типичных ксерофильных родов (табл. 6). Ведущими жизненными формами являются факультативные хортобионты, т.е. переходные к геофилам формы, обладающие мощным прыжком и способные к длительным перелетам; в двух родах (Calliptamus Serv. и Dociostaurus Fieb.) имеются и настоящие перелетные мигранты. Род Dociostaurus Fieb. интересен еще и с той точки зрения, что от него, по-видимому, совсем недавно произошли такие два рода, как Kazakia B.-Bien. и Mizonocara Uv. Хотя первый из них является южноказахстанским эндемиком, а второй имеет ясный центр современного видового многообразия в горах Средней

Таблица 7

Переднеазиатский элемент

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Cophotylus Krauss	II	эб	1	1	–	1
Egnatius Stål	III	мтб	1	–	–	1
Egnatioides Voss.	III	мтб	1	1	1	2
Pseudoceles I. Bol.	III	эб	1	–	–	1
Magrettia Br.-W.	VII	бб	1	1	–	1
Uvarovium Uv.	VII	тб	1	–	–	1
Iranella Uv.	VII	птб	2	1	–	2
Drymadusella Rme	IX	?	1	1	–	1
Phytodrymadusa Rme	IX	?	1	–	–	1
Calopterusa Uv.	IX	?	2	1	–	2
Iranusa Uv.	IX	?	1	–	–	1
Saxetania Mistsh.	IX	птб	5	4	2	8
Brunnerella Sauss.	IX	эб	1	–	–	1
Итого:			19	10	3	23

тб – тамнобионт, мтб – микротамнобионт, эб – эремобионт, птб – петробионт, бб – ботробионт

Азии, их следует вместе с родом Dociostanrus Fieb. относить к средиземноморскому элементу.

Специфику спектра жизненных форм составляет и наличие в нем ботробионтов, спасающихся от крайней сухости в норах грызунов (сверчки родов Eremogryllodes Chop. и Gryllomorpha Fieb.), а также псаммобионтов (саранчовые родов Hyalorrhipis Sauss. и Leptopternis Sauss).

Переднеазиатский элемент. Представлен всего тринадцатью родами, немногочисленные виды которых связаны с различными вариантами пустынь Ирана и Средней Азии, преимущественно с каменистой и солончаковой пустынями. Из девятнадцати распространенных в Средней Азии видов только три распадаются на подвиды (табл. 7). Какой-либо ведущей формы в спектре жизненных форм тут нет. В то же время этот спектр специфичен и входящие в его состав пять групп жизненных форм (тамнобионты, микротамнобионты, эремобионты, петробионты и ботробионты), хорошо отражают взаимоотношения компонентов переднеазиатского элемента со средой.

Особого внимания заслуживают четыре рода кузнечиков: Drymadusella Rme, Phytodrymadusa Rme, Calopterusa Uv. и Iranusa Uv. Их экология и морфо-экологическая специфика не ясны. Но их таксономические связи и специфичный облик подтверждают мысль Б.П. Уварова о древней связи иранской фауны с фауной балкано-анатолийской (Uvarov, 1921a). С началом сухого климатического периода на Иранском плоскогорье эта связь была прервана, в результате чего возник ксерофильный вариант исходной приморской фауны.

Таблица 8

Атлантический элемент

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии			
			всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Conocephalus Thnb.	I	сф	2	—	—	2
Homorocoryphus Karny	I	сф	1	—	—	1
Gryllus L.	I	фб	1	—	—	1
Myrmecophilus Berthold	I	мф	1	—	—	1
Oecanthus Serv.	I	сф	1	—	—	1
Schistocerca Stål	I	пм	1	—	—	1
Sphingonotus Fieb.	I	эб	21	7	7	35
Pyrgodera F.-W.	III	эб	1	—	—	1
Mioscirtus Sauss.	III	эб	1	—	1	2
Sphingoderus B.-Bien.	III	эб	1	—	—	1
Oedipoda Latr.	IV	эб	5	1	2	7
Итого:			36	8	10	53

сф — специализированный фитофил, пм — перелетный мигрант, эб — эремобионт, фб — фиссуробионт, мф — мирмекофил

Таблица 9

Палеотропический элемент Старого Света

Род	Тип ареала	Жизненные формы	В Средней Азии			
			всего видов	эндемичных видов	видов, распадающихся на подвиды	всего видов и подвидов
Turanogryllus Tarb.	II	фб	1	—	—	1
Melanogryllus Chop.	II	фб	1	—	—	1
Modicogryllus Chop.	II	фб	6	1	2	8
Pteronemobius Jac.	II	фб	2	—	1	3
Gryllotalpa Latr.	II	ргб	3	—	—	3
Tridactylus Oliv.	II	ргб	3	—	—	3
Ergatettix Kirby	II	гб	1	—	—	1
Oxya Serv.	II	озх	1	—	—	1
Gonista I. Bol.	II	озх	1	—	—	1
Saga Charp.	III	фз	1	—	—	1
Итого:			20	1	3	23

озх — осоково-злаковый хортобионт, фз — фитофильный засадник, гб — герпетобионт, фб — фиссуробионт, ргб — роющий геобионт

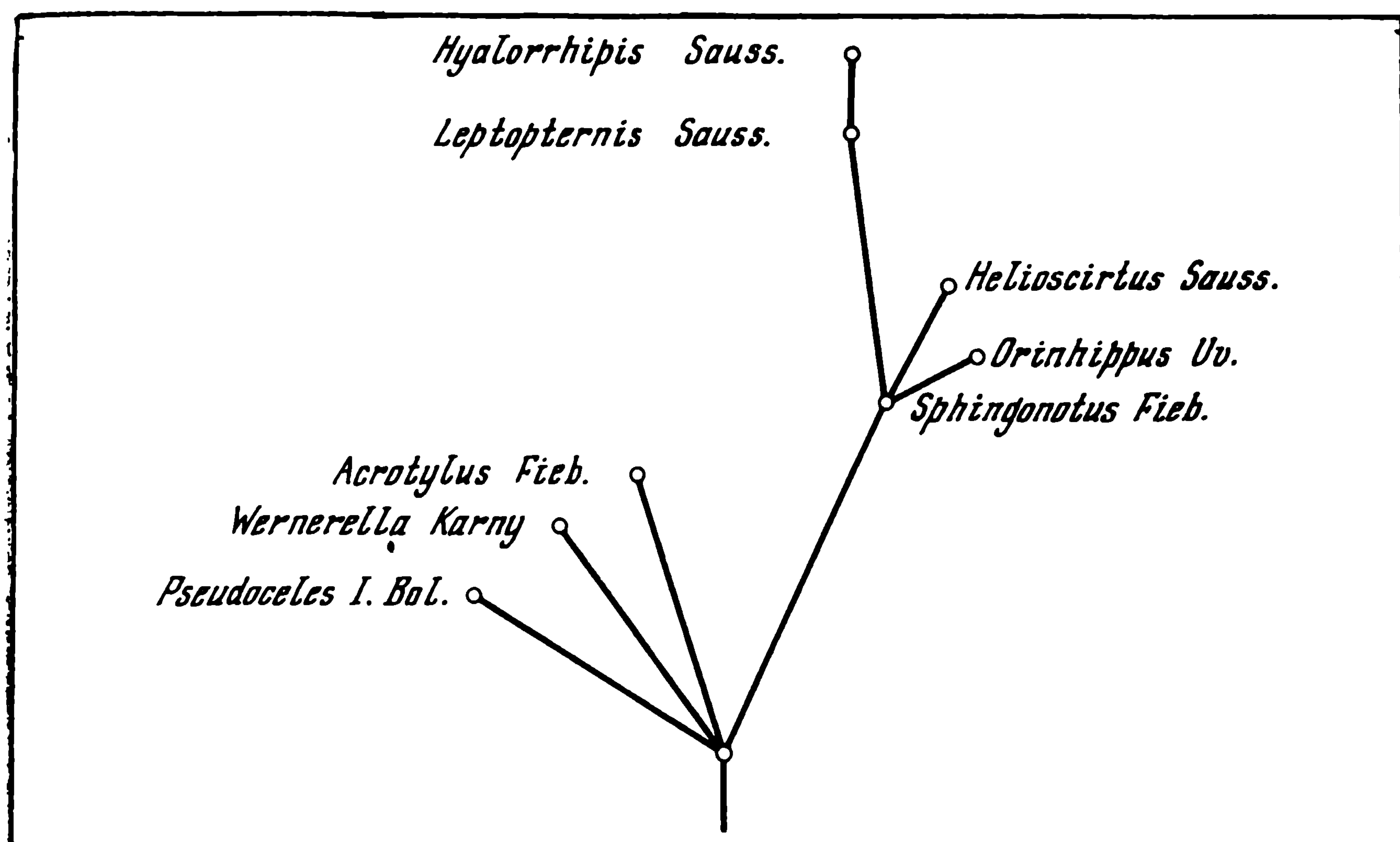


Рис. 41. Схема филогенетических отношений рода Sphingonotus Fieb. с близкими палеарктическими родами

Атлантический элемент. Самый древний из элементов, формировавших фауну Средней Азии. Его возникновение нужно отнести к тому времени, которое в ботанике известно под названием периода флоры Древнего разлома Земли (Ильин, 1946), когда существовала материковая связь между Америкой, Европой и Африкой (верхний мел).

Число родов, относящихся к атлантическому элементу в Средней Азии, очень невелико (11), но видов даже больше, чем видов переднеазиатского происхождения (36). Весьма интересен спектр жизненных форм; он поясняет, благодаря каким морфо-экологическим особенностям могли сохраниться в природе до сих пор потомки пустынных родов мелового периода. Ведущей группой жизненных форм являются эремобионты (табл. 2 и 8). Из них особый интерес вызывает род Sphingonotus Fieb. Из 53 видов и подвидов этой группы на его долю приходится 35; семь видов распадаются на подвиды. Отдельные виды Sphingonotus Fieb. в Тянь-Шане и Памиро-Алае по каменисто-щебнистым осыпям с петрофильной растительностью достигают высокогорий. От этого рода отделился еще один эремобионтный род (Sphingoderus B.-Bien.) и два псаммобионтных рода (Hyalorrhipis Sauss. и Leptopternis Sauss.) (рис. 3; 41)

Помимо Sphingonotus Fieb., еще шесть родов, распространенных в обоих полушариях. Широта их ареалов во многом объясняется особенностями их жизненных форм. В одних случаях достигается надежная защита яйца путем помещения его в стебель растения (специализированные фитофилы), в других случаях для избежания неблагоприятных условий используется почва — ее трещины (фиссуробионты), подземные ходы муравьев (мирмекофилы) Все это в той или иной степени способствует расселению видов на большие расстояния. Сюда еще нужно прибавить возможность быстрого перелета на огромные дистанции (перелетные мигранты). Тогда

становится понятным, почему этот самый древний палеогеографический элемент не только сохраняется до сих пор, но и продолжает эволюционировать, оккупируя новые площади и биотопы.

Палеотропический элемент. Почти все, относящиеся сюда роды являются плюрирегиональными родами восточного полушария (табл. 9) и в той или иной мере гигрофильны. В отличие от атлантического элемента здесь нет совершенно эремобионтов. Основу спектра жизненных форм составляют фиссуробионты, роющие геобионты и герпетобионты. Все они, а также осоково-злаковые хортобионты (Oxya Serv. и Gonista I. Bol.) гигрофильны и распространяются сейчас только по водным артериям. Представители палеотропического элемента, как это было показано на примере Oxya fuscovittata (Marsch.) и Gonista sagitta (Uv.), могли проникнуть в Среднюю Азию по долинам рек и в сравнительно недавнее время.

Мы рассмотрели семь исходных зоогеографических элементов, представленных в форме прямокрылых Средней Азии. Остальные два, Центральноазиатский и Понто-Каспийский, включают в себя только по одному виду кузнечиков (табл. 2). К первому из них относится петробионт Damalacantha vacca (F.-W.), ко второму — Paradrymadusa bucharica Pravd., описанный из песчаной пустыни Кызылкума. Последний вид, по-видимому, мог существовать уже в плиоцене, когда здесь проходила восточная граница Понтического озера-моря (рис. 16).

В приведенном анализе отсутствует род Tartarogryllus Tarb., так как объем рода окончательно не установлен.

ГЛАВА III

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН НА РАВНИНАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

ПРИНЦИПЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН

При изучении экологических фаун мы исходили из следующих положений.

Каждая экофауна любого региона имеет свой определенный экологический ареал. Специфика такого ареала стоит в связи с особенностями рельефа, водных артерий, почвы и экологического типа растительности в пределах однотипного ландшафта.

Экофауны, даже формирующиеся в непосредственной близости друг от друга, всегда характеризуются качественной определенностью их родового и видового состава. В пределах видового состава экофауны нужно раз-

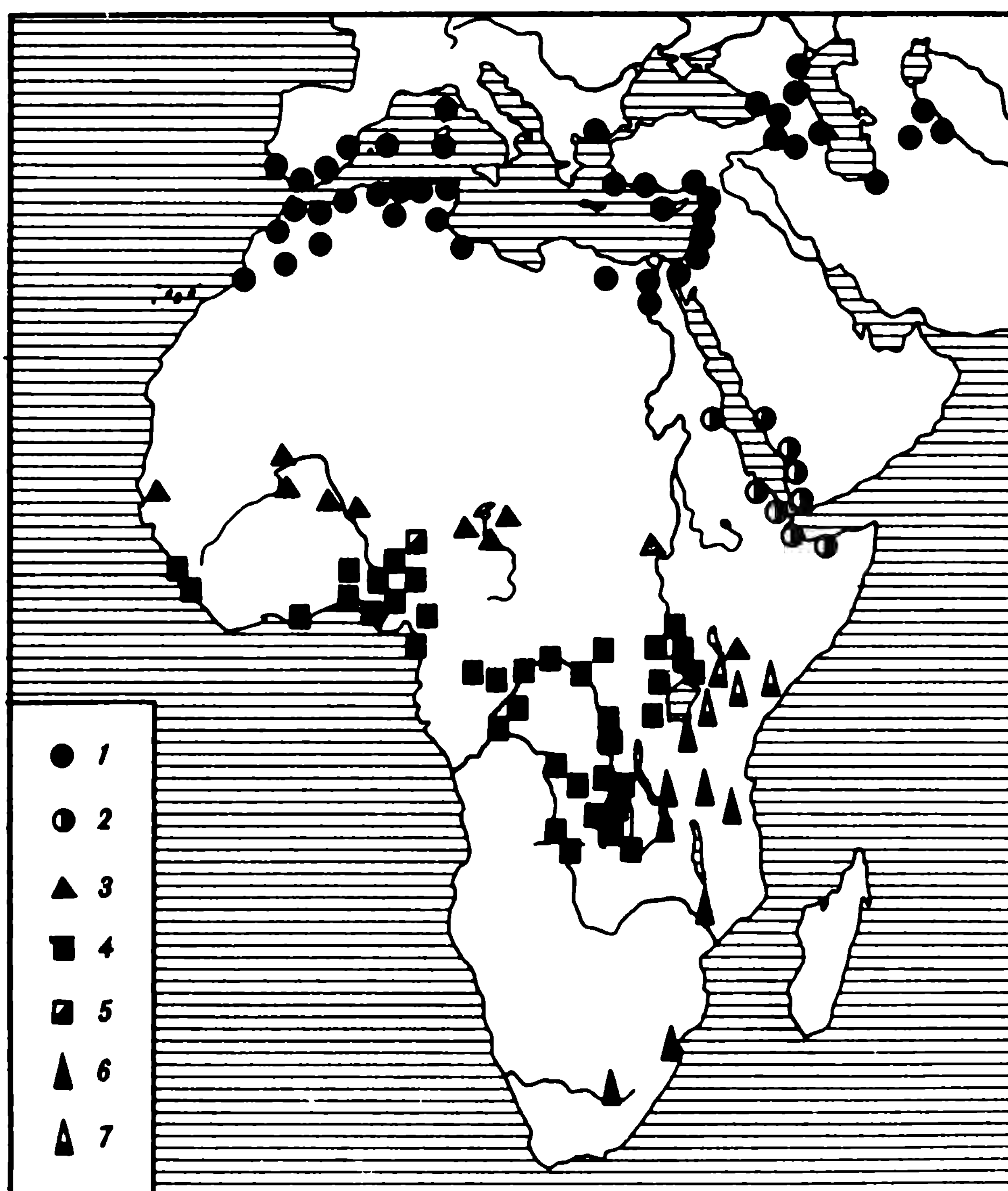


Рис. 42. Географическое распространение Eyprepocnemis plorans (Charp.) и его подвидов (по Drish, 1958)

1 — plorans (Charp.); 2 — переход между plorans (Charp.) и ornatipes (Walk.); 3 — ornatipes (Walk.); 4 — ibandana Giglio-Tos; 5 — переход между ibandana Giglio-Tos и ornatipes (Walk.); 6 — meridionalis Uv., 7 — переход между meridionalis Uv. и plorans (Charp.)

11-1

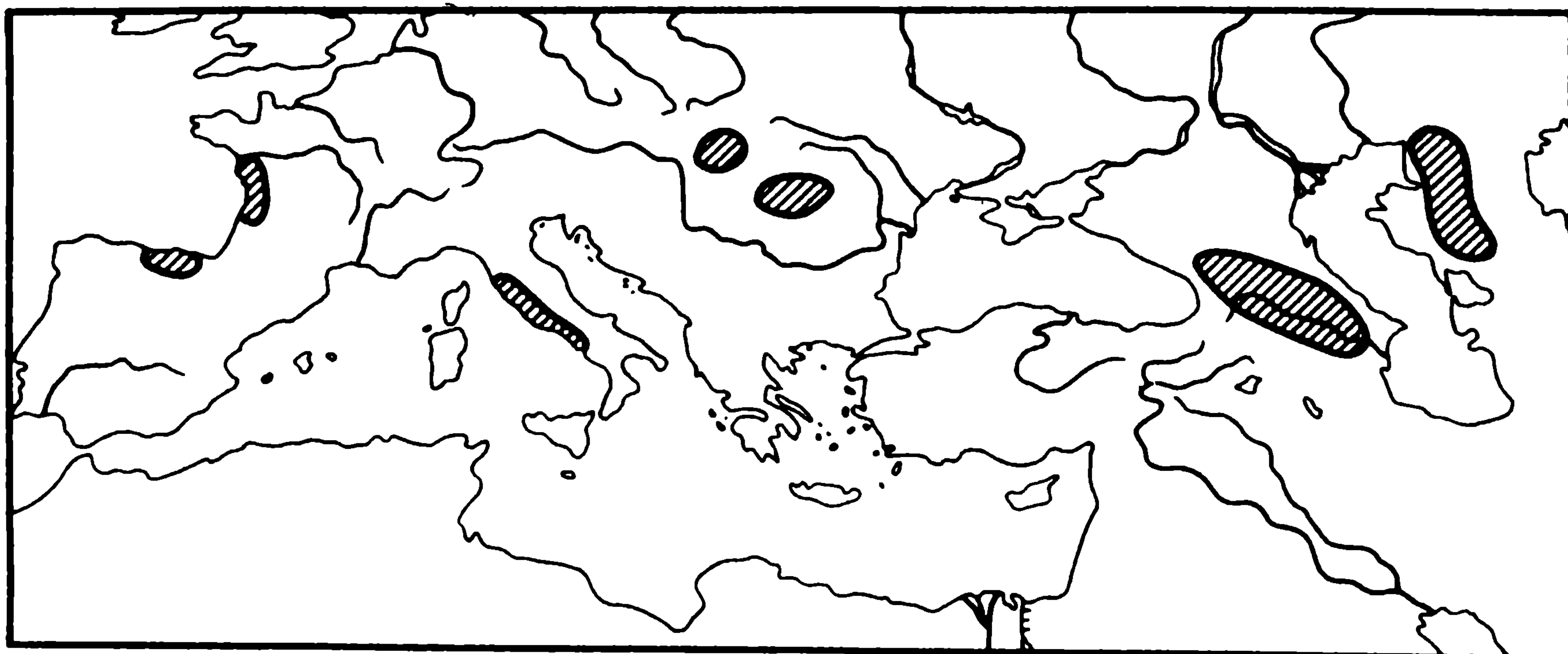


Рис. 43. Ареал Epacromius tergestinus (Charp.) (по La Greca, 1956)

личать ядро и сопутствующие ядру виды. Ядро состоит из видов, эволюция которых протекала непосредственно в пределах экологического ареала экофауны.

Сопутствующие ядру виды могут быть разделены на две группы. В первую из них входят эврибионтные виды, встречающиеся в разных типах растительности. Сюда прежде всего относятся факультативные хортобионты, совершающие в течение вегетационного периода закономерные миграции или кочевки.

Как было показано И.В. Стебаевым (1956, 1957а,б), характер сезонных миграций прямокрылых, особенно в районах контакта двух ландшафтных зон, весьма разнообразен. Однако они могут быть сведены к четырем типам: 1) увеличение числа мест обитания; 2) их смена; 3) уменьшение числа мест обитания и 4) цикличная их смена.

Вторая группа сопутствующих ядру видов комплектуется за счет представителей других экофаун в местах их естественного контакта.

Морфо-экологическую характеристику экофауны определяет спектр жизненных форм. В каждом спектре указывается число видов, относящихся к определенной жизненной форме. В тексте, так же как и в таблицах, приняты следующие обозначения основных групп жизненных форм прямокрылых, распространенных в Средней Азии: тб — тамнобионт, мтб — микротамнобионт, сф — специализированный фитофил, озх — осоково-злаковый хортобионт, зх — злаковый хортобионт, тх — травоядный хортобионт, фх — факультативный хортобионт, пм — перелетный мигрант, фз — фитофильный засадник, пг — подпокровный геофил, гб — герпетобионт, эб — эремобионт, псб — псаммобионт, птб — петробионт, лб — литобионт, фб — фиссуробионт, ргб — роющий геобионт, бб — ботробионт, мф — мирмекофил, неопр. — жизненная форма не определена.

Любая экофауна в пределах ее экологического ареала распадается на более мелкие группы, входящие в состав ортоптероидных группировок, связанных с определенными формациями, характерными для того типа растительности, с которым эта экологическая фауна связана.

Особый интерес при изучении экофаун представляет решение вопроса о их происхождении. Для этого необходимо в каждом конкретном случае выявить исходные зоогеографические элементы и установить современное распространение видов, из которых комплектуется данная экофауна.

Рис. 44. Географическое распространение некоторых видов рода Acrida L. (по Dirsh, 1954)

1 — exaltata (Walk.); 2 — caucasica Dirsh; 3 — oxycephala (Pall.)

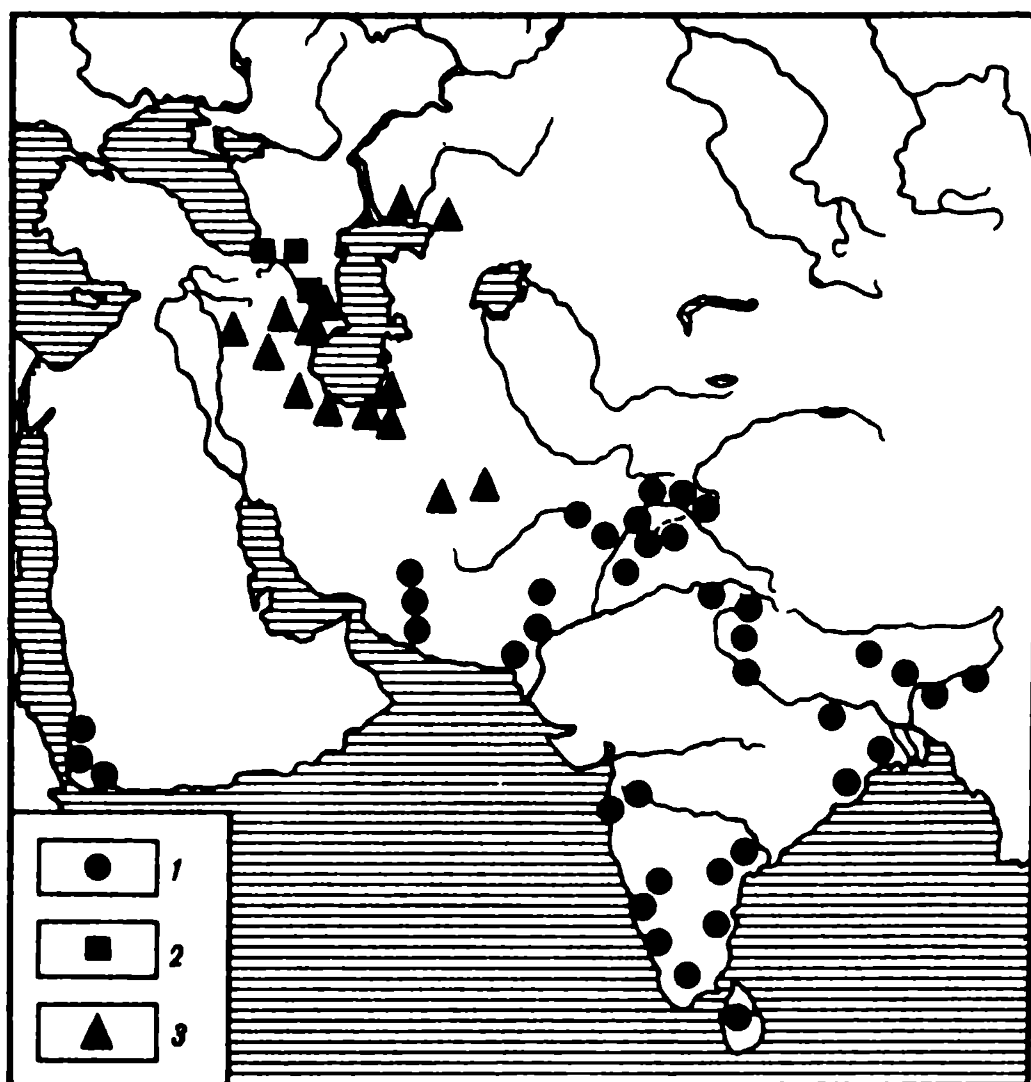
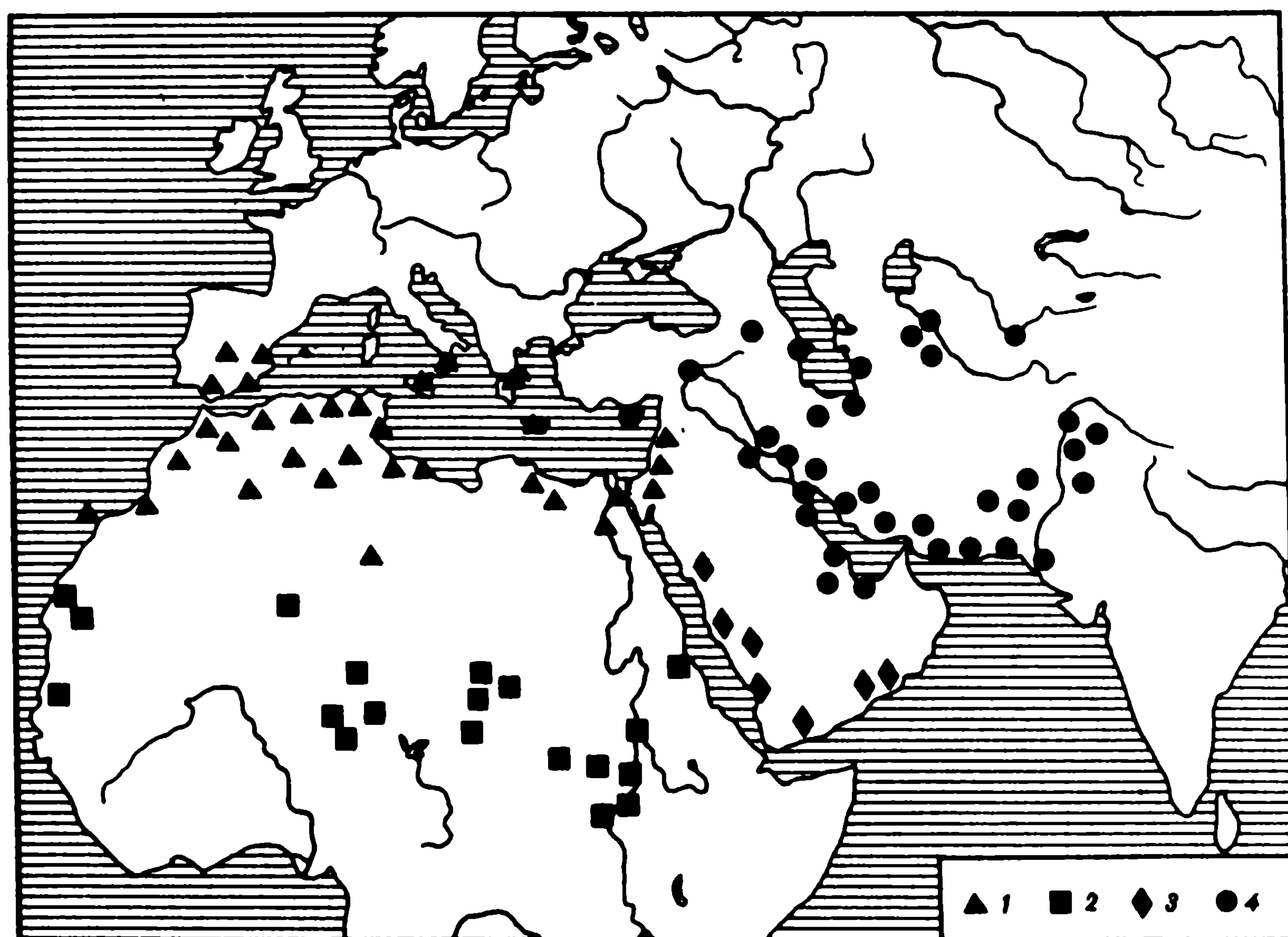


Рис. 45. Географическое распространение некоторых видов рода Truxalis Fabr. (по Dirsh, 1951)

1 — nasuta (L.) 2 — johnstoni Dirsh; 3 — philbyi Dirsh; 4 — eximia Eich.



Анализ географического распространения зарегистрированных на территории Средней Азии видов прямокрылых дает основание разбить их на десять групп, отличающихся типом ареала:

I группа. Сюда относятся виды, ареалы которых выходят за пределы Палеарктики (рис. 7, 11, 42).

II группа. Состоит из видов, ареалы которых лежат в пределах Палеарктики, где распространяются на несколько ландшафтных зон, как это имеет место, например, у Chorthippus biguttulus (L.).

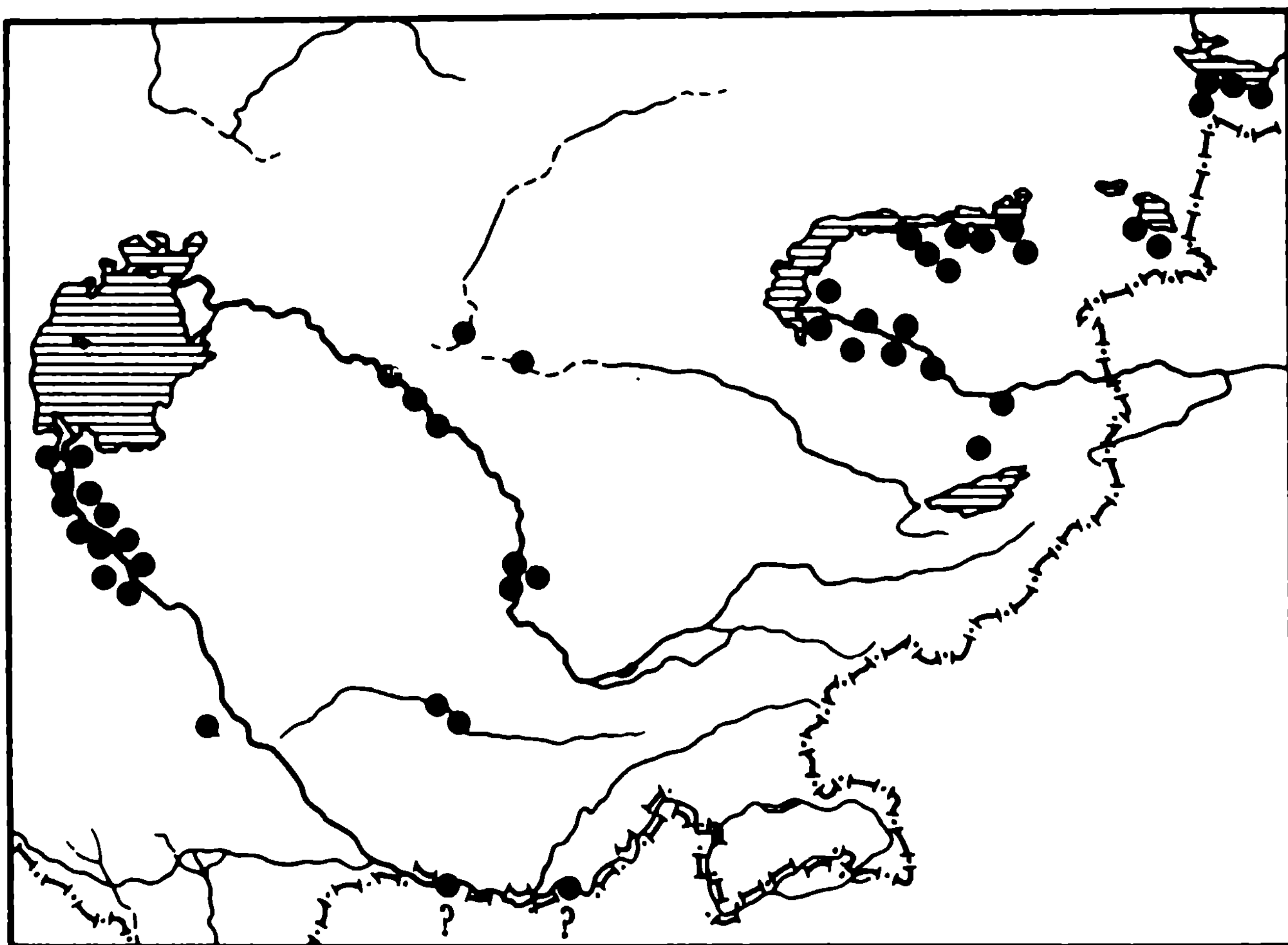


Рис. 46. Ареал Chrotogonus turanicus Kuthy (по Kevan, 1959)

III группа. Пустынные или полупустынные виды, распространенные в области Древнего Средиземья, простирающейся от Испании и Марокко на западе – до Синьцзяня и Западных Гималаев на востоке (рис. 8,5; 12; 13,1; 43).

IV группа. Виды, общие для пустынь Средней Азии, Закавказья, Ирана и Афганистана (рис. 44,3; 45,4).

V группа. Ирано-туранские эндемики – виды, распространенные в основном в пустынях Иранского плоскогорья и заходящие в Туранскую низменность.

VI группа. Туранские эндемики, ареалы которых ограничены: с запада Каспийским морем; с севера – Северным чинком Устюрта и южной окраиной Тургайской столовой страны; на востоке и юге – предгорьями Среднеазиатских горных систем, начиная от Тарбагатая и кончая Копетдагом. Среди них есть виды, характерные для тугайных группировок и потому распространяющиеся вдоль водных артерий (рис. 46), а также типичные пустынные виды (рис. 13,2).

VII группа. Евразиатские степные виды, заходящие в горы Средней Азии (рис. 15,8).

VIII группа. Бореоальпийские виды, широко распространенные в северной половине Палеарктики, а в южной ее половине обитающие только в горах (рис. 38).

IX группа. Среднеазиатские горные субэндемики – виды, зарегистрированные, помимо гор Средней Азии, в прилегающих горных системах Северного Ирана и Северного Афганистана или в Гималаях. Примером может служить Oedipoda himalayana Uv., описанная из Кашмира, а затем найденная на Памире (Нарзикулов, Столяров, 1972)

X группа. Среднеазиатские горные эндемики, ареалы которых связаны с определенными горными системами Средней Азии (рис. 25).

ЭКОФАУНА КАМЕНИСТОЙ ПУСТЫНИ

Каменистая пустыня широко распространена в Средней Азии. Ее обширные площади находятся в Заунгузских Каракумах, Кызылкуме, на Мангышлаке, на плато Устюрт, в Карсакпае и Бетпак–Дале. Кроме того, она занимает подгорные щебенчатые полосы вдоль всех южных хребтов (Попов, 1925; Лавренко, 1962).

В каменистой пустыне выражен тип гипсофильной полукустарниковой растительности, представленный в основном несколькими видами южнотуранских и северотуранских полыней в сочетании с такими видами солянок, как боялыч белый Salsola arbuscula Pall., биюргун Anabasis salsa (C.A.M.) Benth., тасбиюргун Nanophyton erinaceum (Pall.) и некоторые другие. Следует отметить, что по данным пыльцевого анализа представители рода Artemisia L. присутствовали уже в нижнем олигоцене (Коровин, 1961).

Гипсофильная растительность в Средней Азии представлена рядом растительных формаций, которые определяют экологическое распределение отдельных компонентов экофауны и их группировок. Наибольшее значение имеют эфемерово-полынная, полынно-солянковая и боялычевая формации (Правдин, 1978).

Экофауна прямокрылых каменистой пустыни комплектуется из 60 видов, относящихся к 34 родам (табл. 10). В состав ядра экофауны входят 4 вида кузнечиков (Damalacantha vacca (F.-W.), Phaneroptera bivittata B.-Bien., Bergiola balchashica Stshelk., B. popovi B.-Bien.) и 11 видов саранчовых (Thrinchus campanulatus F.-W., Th. schrenki F.-W., Diexis ferghanensis Um., Iranella eremiaphila Uv., Egnatioides desertus Uv., Dociostaurus plotnikovi Uv., Eremippus persicus Uv., E. pusillus B.-Bien., Sphingonotus bey-bienkoi Mistsh., Sph. savignyi Sauss., Sph. obscuratus apicalis Sauss.); всего 15 видов. Из них особый интерес представляет Diexis ferghanensis Um. Представители этого рода обитатели песчаной пустыни и только данный вид живет на низких кустиках солянок (Salsola sp.) на каменистых террасах в предгорьях Чаткальского хребта (Umnov, 1931; Мищенко, 1950б).

Спектр жизненных форм каменистой пустыни включает 12 групп:
< 16 эб 11 мтб 10 фх 8 птб 4 зх 3 тб 2 сф 2 озх 1 тх 1 пг 1 фб 1 псб>

Из этих групп основными являются четыре: эремобионты, микротамнобионты, факультативные хортобионты и петробионты; они объединяют около 75% видов. При этом ядро в основном состоит из первых двух групп. Причина такого отбора жизненных форм ясна; она заключается в характере ландшафта и структуре растительных формаций. Преобладание полукустарников создает условия для жизни микротамнобионтов, а большие пространства лишенных растительности участков благоприятствуют обитанию эремобионтов.

Ядру экофауны каменистой пустыни постоянно сопутствуют восемь видов прямокрылых, которые одновременно обитают и в остальных типах пустынь в Туранской низменности. Четыре из них факультативные хортобионты: Platycleis intermedia (Serv.), Calliptamus barbarus (Costa), Dociostaurus kraussi (Ingen.) и Notostaurus albicornis (Ev.). К ним примыкает Chorthippus biguttulus (L.), представленный в южных пустынях Средней Азии специфическим подвидом – meridionalis Mistsh. Вообще по своему габитусу указанный вид относится к злаковым хортобионтам, однако у его южного подвида наблюдается сложная картина пространственных перемещений (Гусева, Сычев, 1969).

Таблица 10

Состав прямокрылых насекомых в экофаунах равнин Средней Азии

Роды	Число видов в экофауне*				
	КП	СП	ПП	ЭП	Т
Stenopelmatidae					
Magrettia Br.-W.				1	
Bradyporidae					
Damalacantha B.-Bien.	1				
Tettigoniidae					
Phaneroptera Serv.	1				2
Tylopsis Fieb.					1
Conocephalus Thnb.					2
Homorocoryphus Karny					1
Glyphonotus Redt.	1	2	1		
Tettigonia L.			1		2
Paradrymadusa Herm.					1
Bergiola Stshelk.	2				
Ammoxenulus B.-Bien.			2		
Gampsocleis Fieb.					1
Decticus Serv.					2
Platycleis Fieb.	2	2	1	1	4
Tessellana Zeun.	1		1		
Semenoviana Zeun.					4
Montana Zeun.		1			
Gryllidae					
Gryllopsis Chop.					1
Turanogryllus Tarb.			1		1
Gryllus L.				1	1
Acheta Fabr.					2
Tartarogryllus Tarb.	1				1
Modicogryllus Chop.			1	1	6
Melanogryllus Chop.					1
Eugryllodes Chop.		1	1		2
Cophaphonus Tarb.		2	1		
Gryllomorpha Fieb.				1	
Pteronemobius Jak.			1		2
Grylliscus Tarb.					1
Eremogryllodes Chop.			1	1	
Myrmecophilus Berthold					1
Oecanthidae					
Oecanthus Serv.					1
Gryllotalpidae					
Gryllotalpa Latr.					3
Tridactylidae					
Tridactylus Oliv.		1			2
Tetrigidae					
Tetrix Latr.					5
Paratettix I. Bol.					1
Ergatettix Kirby					1
Pamphagidae					
Melanotmethis Uv.	1				
Atrichotmethis Uv.				1	
Asiotmethis Uv.		3			
Pezotmethis Uv.	2			1	
Thrinchus F.-W.	2	1	3		
Strumiger Zub.			1		

Таблица 10 (окончание)

Роды	Число видов в экофауне*				
	КП	СП	ПП	ЭП	Т
Saxetania Mistsh.	1				
Pyrgomorphidae					
Pyrgomorpha Serv.	1	1	1	1	1
Chrotogonus Serv.					1
Acrididae					
Uvarovium Dirsh			1		
Dericorys Serv.	1	1	2		
Bufonacridella Ad.			1		
Diexis Zub.	1		6		
Iranella Uv.	1	1			
Oxya Serv.					1
Tropidopola Stål					1
Conophyma Zub.	1				
Anacridium Uv.	1		1		1
Calliptamus Serv.	2	2	2	2	2
Thisoicetrinus Uv.					1
Heteracris Walk.		2	1		2
Eyprepocnemis Fieb.					2
Egnatioides Voss.	1	1			
Egnatius Stål	1	1	1		
Acrida L.	1	1		1	1
Truxalis Fabr.	1	1	1	1	1
Gonista I. Bol.					1
Öchrilidia Stål.	2	1	2		1
Duroniella I. Bol.		1	1	1	5
Ramburiella I. Bol.	2	1	1	2	1
Dociostaurus Fieb.	3	2		2	
Notostaurus B.-Bien.	1	1		2	
Kazakia B.-Bien.	1	1			
Eremippus Uv.	5	5	4		
Parapleurus Fisch.					1
Omocestus I. Bol.					1
Aeropedellus Heb.		1			
Mesasippus Tarb.		1	3		2
Pezohippus B.-Bien.		1			
Chorthippus Tarb.	2	1	2		8
Euchorthippus Tarb.		1	1		1
Epacromius Uv.		2			1
Aiolopus Fieb.					4
Hilethera Uv.					1
Locusta L.			1		1
Oedaleus Fieb.	1	1		2	
Pyrgodera F.-W.	1		1		
Ptetica Sauss.			1		
Mioscirtus Sauss.		1	1	1	1
Oedipoda Latr.	2	3	1	1	1
Acrotylus Fieb.		1	1	1	1
Sphingonotus Fieb.	12	11	6	2	1
Sphingoderus B.-Bien.		1		1	1
Helioscirtus Sauss.	1	1	1		
Hyalorrhipis Sauss.			2		
Leptopternis Sauss.		1	2		

* КП — каменистая пустыня, СП — солончаковая пустыня, ПП — песчаная пустыня, ЭП — эфемеровая пустыня, Т — тугаи.

Остальные три вида, проходящие через все типы пустынь Средней Азии и потому постоянно присутствующие в их экофаунах, относятся к родам Oedipoda Latr. и Sphingonotus Fieb.: O. miniata (Pall.), Sph. maculatus Uv. и Sph. satrapes Sauss. Это типичные эремобионты, активно передвигающиеся по открытому твердому грунту; в песчаной пустыне они распространяются по плотным участкам между песчаными буграми.

В тех частях каменистой пустыни, которые примыкают к подножиям гор, видовой состав ортоптероидных группировок пополняется петробионтами, обитающими в горной каменистой пустыне: Melanotmethis fuscipennis (Redt.) (рис. 31), Pezotmethis ferghanensis (Uv.), P. nigrescens (Pyln.) и Saxetania cultricollis (Sauss.) (рис. 23). Видами, общими для каменистой пустыни равнин и горной каменистой пустыни, являются также Calliptamus coelesyriensis (G.-T.), Eremippus miramae Tarb., Oedipoda fedtshenkoi Sauss., Sphingonotus rubescens (Walk.), Sph. nebulosus (F.-W.), Sph. octofasciatus (Serv.) и Helioscirtus moseri Sauss.

Наличие в растительном покрове солянок определяет направление связи между экофаунами каменистой пустыни и солончаковой пустыни; всего ярче она проявляется в условиях полынно-солянковой и боялычевой формаций, где присутствуют такие характерные для солончаковой пустыни виды, как тамнобионт Dericorys tibialis (Pall.), микротамнобионт Kazakia tarbinskii B.-Bien. и галофильные эремобионты Sphingonotus halocnemi Uv. и Sph. salinus (Pall.) (Правдин, 1978).

Весьма характерно распределение видов, обитающих в каменистой пустыне, по характеру их ареала: I группа — 1, II группа — 1, III группа — 25, IV группа — 4, V группа — 9, VI группа — 14, VII группа — 0, VIII — 0, IX группа — 1, X группа — 4.

Таким образом, больше всего видов, ареалы которых далеко выходят за границы Средней Азии и лежат в пределах области Древнего Средиземья. В то же время 31% видов представляют собой эндемиков Туранской низменности и склонов окружающих ее гор.

Источники, из которых формировалась экофауна каменистой пустыни в Средней Азии, хорошо выделяются при распределении входящих в ее состав видов между исходными зоогеографическими элементами: среднеазиатский — 15, атлантический — 15, средиземноморский — 12, эфиопский — 8, переднеазиатский — 4, ангарский — 4, центральноазиатский — 1.

ЭКОФАУНА СОЛОНЧАКОВОЙ ПУСТЫНИ

Среднеазиатские пустыни — один из центров развития растительности галофильного типа, обладающей особо целостным характером в смысле генетического единства состава и приспособлений. Единство состава проявляется в том, что основной слагающий растительность материал принадлежит семейству маревых, представленых в наших пустынях 256 видами (Коровин, 1961).

Возникновение таких важных для солончаковой пустыни Средней Азии родов, как солянка (Salsola L.), шведа (Suaeda Forsk.), саксаул (Haloxylon Bge), ежовник (Anabasis L.), имело место еще в неогене, когда после отступления моря остались отложения, богатые гипсом и другими более растворимыми солями. Вообще же семейство Chenopodiaceae зародилось в аридных областях суперконтинента Гондваны еще в меловом периоде (Ильин, 1958; Коровин, 1961; Лавренко, 1962).

В составе экофауны солончаковой пустыни зарегистрировано 63 вида прямокрылых, принадлежащих к 38 родам (табл. 10). Ядро этой экофау-

ны по сравнению с предыдущей большое; оно включает 23 вида. Из них сверчковых — 3 вида (Eugryllodes odicus (Uv.), Cophaphonus riparius Mistsh., C. privatus Mistsh.), триперстовых — 1 вид (Tridactylus tartarus Sauss.) и саранчовых — 19 видов (Asiotmethis muricatus (Pall.), A. similis B.-Bien., A. heptapotamicus (Zub.), Thrinchus turcmenus B.-Bien., Dericorys tibialis (Pall.), Iranella turcmena B.-Bien., Heteracris theodori delecatus (Mistsh.), Kazakia tarbinskii B.-Bien., Eremippus comatus Mistsh., E. foveolatus Mistsh., E. betpakdalensis Scopin, Aeropedellus volgensis (Predt.), Pezohippus callosus (Uv.), Epacromius pulverulentus F.-W., Mioscirtus wagneri (Kitt.), Oedipoda juxartensis Uv., Sphingototus halophilus B.-Bien., Sphingonotus halocnemi Uv., Sphingonotus salinus (Pall.). Виды, входящие в состав ядра в совокупности с восьмью видами, общими для всех экофаун пустыни, составляют почти половину видового состава экофауны солончаковой пустыни.

Спектр жизненных форм так же, как и в предыдущем случае, состоит из 12 групп, но с некоторыми изменениями в их составе и количественных показателях:

< 18 эб 11 фх 8 мтб 5 птб, 5 тб, 5 зх, 4 фб 2 озх, 2 псб 1 пм 1 пг 1 ргб>

Эти изменения в основном заключаются в следующем. В ядре среди эремобионтов присутствуют галофильные формы: Mioscirtus wagneri (Kitt.) и некоторые виды рода Sphingonotus Fieb. [Sph. halophilus B.-Bien., Sph. halocnemi Uv., Sph. salinus (Pall.)]. Один из них, а именно солянковая пустынница Sphingonotus halocnemi Uv., особенно интересен. Являясь индикатором солончаковой пустыни, этот вид может встречаться даже на пухлых солончаках, почти лишенных растительности; здесь она держится в кустиках сарсазана Halocnemum strobilaceum (Pall.). Поэтому, принадлежа к типичному эремобионтному роду, вид приобретает некоторые черты микротамнобионта, о чем свидетельствует изменение структуры головы, которая может сильно выступать над переднеспинкой (Правдин, 1980).

Таким же своеобразным производным солончаковой пустыни является Kazakia tarbinskii B.-Bien., которая держится в кустах биюргуна. Она также несет смешанные черты двух жизненных форм. По габитусу и поведению похожа на представителей тамнобионтного рода Eremippus Uv., но в то же время близка к факультативным хортобионтам из рода Dociostaurus Fieb. (Bey-Bienko, 1933). С солянками связано развитие и питание галофильного тамнобионта Dericorys tibialis (Pall.).

Своеобразно наличие в спектре петробионтов, куда относятся, прежде всего, памфагиды родов Asiotmethis Uv. и Thrinchus F.-W. Они тяготеют не к каменистым участкам, а к плотным такыровидным почвам, с очень редкой растительностью. По характеру избираемых местообитаний к ним примыкает представитель Catantopinae — Iranella turcmena B.-Bien. В Средней Азии этой вид найден в предгорьях Кюрендага в своеобразной полынно-солянковой формации, развивающейся на участках с такыровидными пятнами (Пажитнова, Киранова, 1956; Пятаева, 1956).

Весьма характерно присутствие в экофауне солончаковой пустыни мезофильного или даже гигрофильного элемента. Это имеет место в западинах, зарастающих тростником, осоками и верблюжьей колючкой, а также по берегам небольших соленых озер. Здесь появляются, тяготеющие к тугаям, специфические тамнобионты — Heteracris litoralis (Ramb.) и солончаковая летунья Epacromius tergestinus (Charp.). Здесь встречаются сверчки-фиссуробионты и специфичный роющий геобионт — Tridactylus tartarus Sauss.

Распределение видов, входящих в состав экофауны солончаковой пустыни, по характеру их ареала носит следующий характер: I группа — 1, II группа — 2, III группа — 28, IV группа — 3, V группа — 5, VI группа — 20, VII группа — 4, VIII группа — 0, IX группа — 0, X группа — 0. Здесь так же, как и в каменистой пустыне, больше всего видов, ареалы которых лежат в области Древнего Средиземья (III группа), а число эндемиков Туранской низменности равно 32%.

Распределение видового состава между исходными зоогеографическими элементами в солончаковой пустыне несколько иное, чем в каменистой пустыне: средиземноморский — 15, атлантический — 15, среднеазиатский — 12, эфиопский — 10, ангарский — 7, переднеазиатский — 3, палеотропический — 1. В этом случае среднеазиатский автохтонный элемент уступает и средиземноморскому и атлантическому, что подчеркивает более тесную связь с другими пустынями Древнего Средиземья.

ЭКОФАУНА ПЕСЧАНОЙ ПУСТЫНИ

В отличие от ранее господствующих взглядов о морском происхождении основных песчаных массивов Средней Азии в настоящее время признается, что большинство из них аллювиального происхождения. Процесс формирования песков в Туранской низменности вызван резким развитием морозного выветривания на горах и ледниково-речной транспортировкой продуктов десквамации из высокогорий в подгорные равнины. Накопления аллювия могут совершаться иногда более чем на 1000 км от самих гор и распространяться на огромных площадях (Федорович, 1930, 1955)

Песчаные массивы Средней Азии подвергались аллювиальному воздействию не только в пределах ныне существующих русел, но и по всей площади пустынной равнины между Копетдагом и Тургайской столовой страной. Так, считается. что Приаральские Каракумы могли получиться из наносов озер и реки, несшей свои воды к Аральскому морю. Пустыня Кызылкума пересечена старыми руслами. В Закаспийских Каракумах имеются старые русла такие, например, как система русел Узбоя, по которому осуществлялся сток вод из Аральского бассейна в Каспийское море или Келифский Узбой, начинающийся в пределах Афганистана и тянущийся западнее Амударьи (Берг, 1952; Кунин, 1955). Наиболее молодыми песчаными толщами в Туранской низменности являются современные речные отложения в долинах и дельтах рек и морские — по берегам Каспийского и Аральского морей (Петров, 1950). Мелкие массивы в предгорьях Копетдага имеют пролювиальное происхождение (Петров, 1966).

Для песчаной пустыни характерен особый тип псаммофильной кустарниковой растительности; общее число видов растений в основных песчаных массивах Средней Азии достигает 350, из них 56% эндемичных (Коровин, 1962)

Экофауна прямокрылых песчаной пустыни включает 64 вида, относящихся к 40 родам (табл. 10). Из этих родов 5 являются псаммофильными, эндемичными для Туранской низменности (Ammoxenulus B.-Bien., Strumiger Zub., Bufonacridella Ad., Diexis Zub. и Ptetica Sauss). Общее число псаммофильных родов достигает восьми за счет таких обитателей пустыни, родовые ареалы которых выходят за пределы Средней Азии (Uvarovium Dirsh, Hyalorrhipis Sauss. и Leptopternis Sauss.).

В состав ядра входят 2 вида кузнечиков (Ammoxenulus pavlovskii B.-Bien., A. desertus B.-Bien.), 2 вида сверчков [Cophaphonus zimini Tarb., Eremogryllodes vlasovi (Mir.)] и 27 видов саранчовых [Thrinchus aralensis B.-Bien., Th. arenosus B.-Bien., Th. desertus B.-Bien., Strumiger desertorum Zub., Uvarovium desertum Dirsh., Dericorys albidula Serv., D. annulata roseipennis (Redt.), Bufonacridella sumakovi Ad., Diexis bucharicus Mistsh., D. uvarovi Tarb., D. varentzovi Zub., D. gussakovskii Mir., D. bellus Mistsh., D. chivensis Um., Ochrilidia turanica (B.-Bien.), O. hebetata (Uv.), Eremippus carinatus Mistsh., E. bey-bienkoi Mistsh., Mesasippus scitus Mistsh., M. ammophilus B.-Bien., M. barsukiensis Mistsh., Chorthippus luminosus Mistsh., Ptetica cristulata Sauss., Hyalorrhipis clausi (Kitt.), H. turcmena Uv., Leptopternis gracilis (Ev.), L. iliensis Uv.]; всего 31 вид.

Спектр жизненных форм экофауны песчаной пустыни содержит 11 групп:

< 12мтб 12 эб 11 псб 7тб 7зх 5 фх 5 фб 2 пм 1сф 10оз × 16б>

Этот спектр существенно отличается от тех, которые характерны для экофаун каменистой и солончаковой пустыни. Прежде всего, в группе микротамнобионтов преобладают псаммофильные виды родов Bufonacridella Ad. и Diexis Zub. Эремобионты распределяются между песчаными буграми, так как выбирают уплотненную почву. Из них только Ptetica cristulata Sauss. является характерным элементом в саксаульниках на грязевых песках в нижнем течении реки Или (Бей-Биенко, 1949).

Индикаторами жизни в песках является группа псаммобионтов, адаптированных к передвижению по сыпучему субстрату, как это имеет место в родах Hyalorrhipis Sauss., Leptopternis Sauss., Strumiger Zub. и у псаммофильных видов рода Thrinchus F.-W. Комплекс псаммофильных видов комплектуется также за счет специфичных тамнобионтов [Dericorys albidula Serv. и D. annulata roseipennis (Redt.)] специализированных фитофилов [Ochrilidia hebetata (Uv.)] и злаковых хортобионтов (некоторые виды рода Mesasippus Tarb.). К рыхлым подвижным пескам тяготеет ботробионт Eremogryllodes vlasovi (Mir.), обитающий в норах тонкопалого суслика.

Значительно снижена роль факультативных хортобионтов, по сравнению с экофаунами каменистой и солончаковой пустыни. Даже такие виды, как Dociostaurus kraussi (Ingen.) и Notostaurus albicornis (Ev.), кочующие в самых различных вариантах пустынь Средней Азии, практически избегают типичные песчаные участки.

Распределение видов, обитающих в песчаной пустыне, по типам их ареалов носит следующий характер: I группа – 2, II группа – 3, III группа – 24, IV группа – 3, V группа – 3, VI группа – 28, VII группа – 1, VIII группа – 0, IX группа – 0, X группа – 0. В этом случае больше всего видов древнесредиземноморских и туранских, но из них доминируют эндемики туранской низменности, процент которых почти равен 44.

Распределение видового состава между исходными зоогеографическими элементами тоже имеет свою специфику: среднеазиатский 20, средиземноморский – 14, атлантический – 9, эфиопский – 8, ангарский – 8, палеотропический – 3, переднеазиатский – 2. Среднеазиатский аутохтонный элемент заметно преобладает, а роль средиземноморского, атлантического и эфиопского элементов в формировании песчаной экофауны явно снижена.

ЭКОФАУНА ЭФЕМЕРОВОЙ ПУСТЫНИ

На фоне трех рассмотренных вариантов среднеазиатских пустынь эфемеровая, или глинистая, пустыня представляет весьма своеобразное явление. Прежде всего, она распространена в подгорной равнине на всем протяжении от предгорий Таласского Алатау и Каратау до Парапамиза и Копетдага.

Почва в этих условиях представлена в основном светлыми сероземами, формирующимися на лёссах или лёссовидных суглинках; она слабо гумусна и не содержит вредных солей. Согласно Л.С. Бергу (1952), материковыми породами среднеазиатских лёссов могли служить отложения разнообразного происхождения: ледниковая муть, выносившаяся на равнину горными потоками в ледниковое время, затем речные отложения того же времени, пролювиальные отложения послеледникового времени.

Грунтовые воды в глинистой пустыне глубоки и поэтому типичная эфемеровая растительность существует здесь за счет весенних осадков (Попов, 1925). Основными эдификаторами растительного покрова эфемеровой пустыни являются ранг, или пустынная осока, Carex pachystylisGay и живородящий мятлик Poa bulbosa vivipara Koeler. Как указывает Е.П. Коровин (1961), ранг относится к естественной пустынной группе осок, ареал которых покрывает всю Среднюю и Переднюю Азию; сам ранг на западе доходит до Сирии и Египта. В то же время наблюдается значительное сходство C. pachystylis Gay с C, enervis C.A.M. — видом, вышедшим из ангаро-саянского центра. Живородящий мятлик широко распространен в степной зоне Европы и Сибири, в Средиземье и в Гималаях; в горах Средней Азии доходит до субальпийского пояса. Свойственная ему вивипария подчеркивает его бореально-арктическое происхождение (Коровин, 1961).

В целом травянистый ярус в эфемеровой пустыне слагается из двух подъярусов. В нижнем из них, помимо видов эдификаторов, присутствуют многочисленные мелкие травы — однолетние эфемеры и многолетние эфемероиды; верхний ярус разрежен, в нем выделяются эремурусы, астрагалы, ферулы (виды родов Eremurus M.B., Astragalus L., Ferula L.) и другие высокие травы.

Этот растительный покров вегетирует только в течение трех месяцев (март — май) после того, как пройдут весенние дожди. Все остальное время года (около 9 месяцев) эфемеровая пустыня лишена активной растительной жизни.

Видовой состав экофауны эфемеровой пустыни заметно обеднен по сравнению с экофаунами остальных вариантов пустынь; здесь зарегистрировано всего 28 видов, относящихся к 22 родам (табл. 10). Ядро состоит только из десяти видов; сюда входят: 1 вид кузнечиковых (Magrettia mutica Br.-W.), 2 вида сверчков [Gryllomorpha miramae Medv., Eremogryllodes semenovi (Mir.)] и 7 видов саранчовых [Atrichotmethis semenovi (Zub.), Calliptamus turanicus Tarb., Ramburiella foveolata Tarb., Dociostaurus maroccanus (Thnb.), Notostaurus popovi Mir., Oedaleus decorus (Germ.), Oe. senegalensis (Krauss.)] I

По своим экологическим особенностям ядро эфемеровой пустыни очень своеобразно. Прежде всего, три вида — типичные ботробионты: Magrettia mutica Ad. живет в норах кравчиков и большой песчанки, Gryllomorpha miramae Medv. связана с норами сусликов, Eremogryllodes

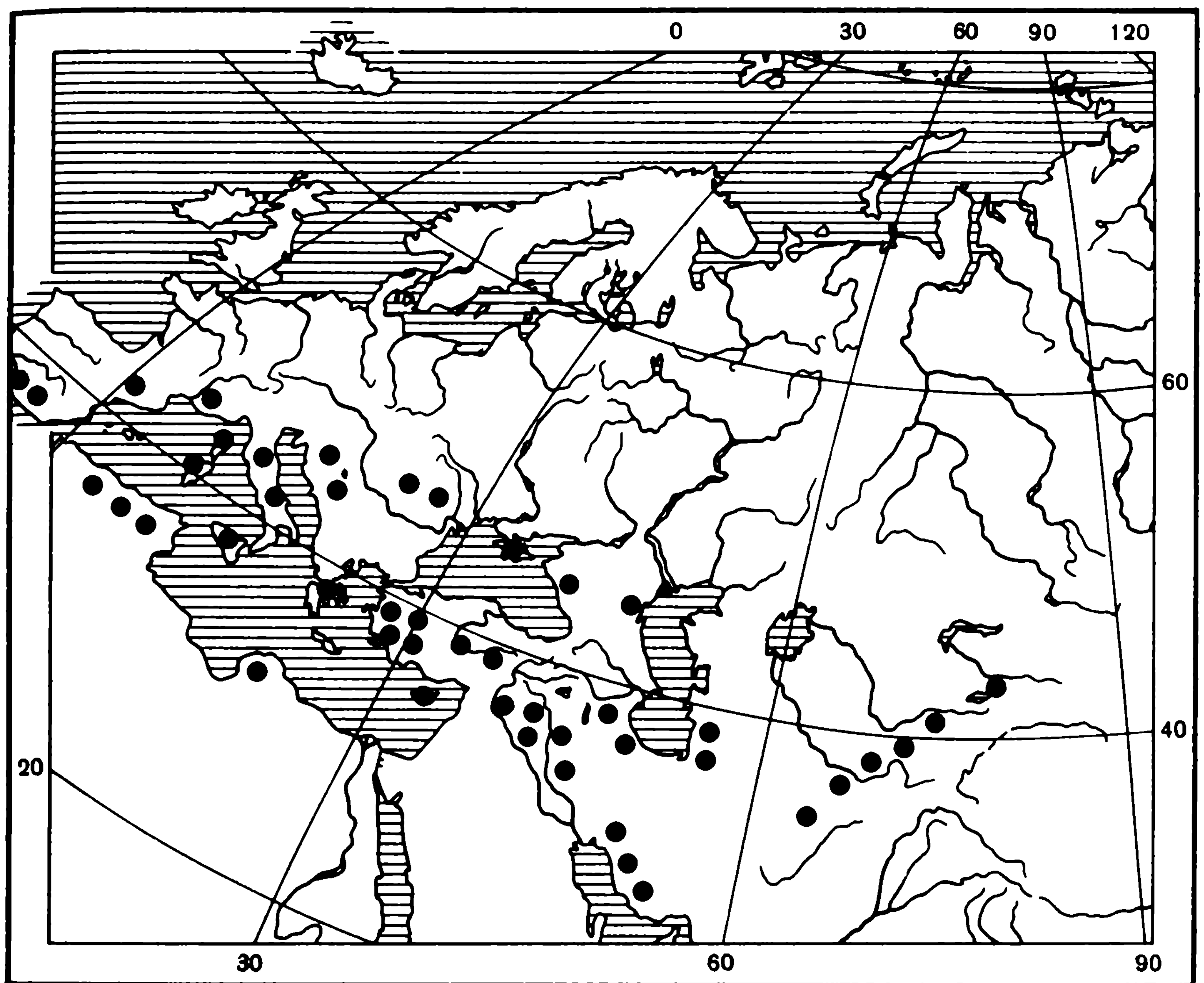


Рис. 47. Ареал Dociostaurus maroccanus (Thnb.) (по Uvarov, 1977)

semenovi (Mir.) обитает в норах большой песчанки, ушастого ежа и степной черепахи.

Вследствие укороченной вегетации растении-эдификаторов в эфемеровой пустыне, несмотря на "луговой облик" богатого травянистого покрова, нет условий для развития настоящих (злаковых) хортобионтов с длительным периодом онтогенеза. По этой причине эфемероидный ритм развития растений представляет собой существенный фактор естественного отбора прямокрылых насекомых, наиболее рано вылупляющихся из яиц и быстро заканчивающих свое развитие (Правдин, 1978). Такие виды с весенним быстро протекающим развитием и приуроченностью во время откладки яиц к лёссовым почвам встречаются в родах Dociostaurus Fieb., Notostaurus B.-Bien., и Oedaleus Fieb., к данной группе весенних видов относится и Atrichotmethis semenovi (Zub.).

В этой группе саранчовых доминирующую роль играет массовый вид — перелетный мигрант Dociostaurus maroccanus (Thnb.); характерно, что ареал марокккской саранчи (рис. 47) определяется распределением рангово-эфемеровой формации (Бей-Биенко, 1936а; Токгаев, 1966а).

В тех случаях, когда среди эфемеровой растительности появляются виды с поздним развитием, они обычно питаются на отдельных растениях, продолжающих еще вегетировать. Так, туранский прус Calliptamus turanicus Tarb. входит в состав ядра экофауны эфемеровой пустыни, однако он активен уже после выгорания эфемерового покрова и обычно придерживается разреженных зарослей аккурая Psoralea drupacea Bge (Зимин, 1934)

В связи с указанными экологическими особенностями видов, входящих в состав ядра, спектр жизненных форм экофауны эфемеровой пустыни имеет следующий характер:

< 7фх 6эб 3бб 2озх 2зх 2пм 2пг 2птб 2фб >

Наличие в этом спектре шести эремобионтов объясняется захождением их с мест контакта с другими типами пустынь на свободные от растительности участки в пределах рангово-эфемеровой формации.

По типу их ареала виды в данной экофауне распределяются следующим образом: I группа — 2, II группа — 0, III группа — 14, IV группа — 1, V группа — 5, VI группа — 5, VII группа — 1, VIII группа — 0, IX группа — 0, X группа — 0. Здесь явно доминируют виды с ареалами, лежащими в области Древнего Средиземья; процент эндемичных видов самый низкий — меньше 18.

Источники, из которых формировалась экофауна эфемеровой пустыни, определяются характерным распределением ее видов между следующими исходными зоогеографическими элементами: средиземноморский — 8, эфиопский — 6, атлантический — 6, среднеазиатский — 4, ангарский — 2, переднеазиатский — 1, палеотропический — 1.

ТУГАЙНАЯ ЭКОФАУНА

Формирование тугайной экофауны в Средней Азии было связано с речными долинами, где распределялись основные варианты мезофильной и гигрофильной растительности. Здесь развивались тугайные леса, кустарниковые заросли, тростниковые плавни и различные ассоциации травянистых растений. Основной древесной породой в тугайных лесах является разнолистный тополь Populus diversifolia Schrenk в сочетании с турангой (P. pruinosa Schrenk) и джидой (виды рода Eleagnus L.).

В кустарниковых тугаях преобладают гребенщики (Tamarix elongata Ldb., T. ramosissima Ldb.) и ивы (Salix spp.). На солонцевато-луговых и лугово-болотных почвах формируются травянистые фитоценозы, в которых, в зависимости от степени засоления, присутствуют в различных вариантах вейник Calamagrostis epigeios (L.), осока Carex diluta M.B., ажрек Aeluropus litoralis (Gouan) Parl. и элементы разнотравья, например, Veronica biloba L., Lactuca scariola L., Inula britannica L. и др.

Помимо современных водных артерий, элементы тугайной фауны могут встречаться в разных вариантах пустыни в местах прежнего распределения речных русел. В солончаковой пустыне они бывают выражены по берегам засоленных озер, а в песчаных массивах в котловинах выдувания и в других понижениях рельефа, поросших зарослями гребенщика (Правдин, 1978; Самсель, 1934)

Тугайная экофауна проникает в нижние пояса гор, поднимаясь по ущельям (саям), в которых берут свое начало реки, вливающиеся в русла основных водных артерий Туранской низменности.

В результате деятельности человека в Средней Азии для тугайной экофауны создавались и создаются благоприятные условия. В оазисах возникают искусственные стации, где ведущим экологическим фактором изменения микроклимата является вода, поступающая по ирригационной системе в безводные равнины.

В составе тугайной экофауны зарегистрировано около ста видов прямокрылых, относящихся к 55 родам (табл. 10) При этом в ядро входит свыше 70% от общего числа видов. Иначе говоря, это самая крупная

экофауна, с самым крупным ядром, из числа пяти экофаун, выраженных в Туранской низменности. Специфичным для ядра тугайной экофауны является то, что все входящие в ее состав виды или гигрофилы или мезофилы.

Спектр жизненных форм состоит из 13 групп:

< 18фб 16фх 15зх 8тб 8гб 7сф 6ргб 5озх 4тх 4эб 3пг 2пм 1мф >

Наиболее богата видами группа фиссуробионтов, представленная 18 видами сверчков, большинство которых в Туранской низменности обитают преимущественно в речных долинах. Сюда относятся: Gryllopsis terrestris (Sauss), Turanogryllus lateralis (Fieb.), Acheta domesticus (L.), A. turcomana Gorochov., Tartarogryllus tartarus (Sauss.), Modicogryllus burdigalensis (Latr.), M. bucharicus (B.-Bien.), M. frontalis (Fieb.), M. truncatus (Tarb.), Melanogryllus desertus (Pall.), Eugryllodes bolivari (Uv.), Pteronemobius heideni (Fisch.), Grylliscus gussakowskii Tarb.

На втором месте по количеству видов стоят факультативные хортобионты, среди которых ведущую роль играют гигрофильные и мезофильные формы, такие, как Epacromius tergestinus (Charp.), Aiolopus oxianus Uv., A. simulatrix (Wald.), A. thalassinus (Fabr.), A. strepens Latr., Hiletera turanica Uv., Duroniella brachyptera Um., D. kalmyka (Ad.), D. gracilis Uv., D. turcomana Mistsh., D. sogdiana Mistsh.

Третье место занимают злаковые хортобионты, из которых многие на равнине не выходят за пределы речных долин, например, Parapleurus alliaceus turanicus Tarb., Omocestus heymonsi (Rme.), Chorthippus dichrous (Ev.), Ch. albomarginatus karelini (Uv.), Ch. angulatus Tarb.

Фитофильная часть спектра дополняется еще тамнобионтами, специализированными фитофилами и осоково-злаковыми хортобионтами, находящими для себя наиболее благоприятные условия именно в речных долинах.

Среди тамнобионтов виды, которые выходят за пределы тугаев и могут встречаться на древесно-кустарниковой растительности в пустыне, например, виды рода Tettigonia L., Anacridium aegiptium (L.), но имеется и специфичный тугайный вариант тамнобионтов, представленный видами родов Thisoicetrinus Uv., Heteracris Walk. и Eyprepocnemis Fieb.

Из специализированных фитофилов в ядре присутствуют кузнечики Conocephalus discolor Thnb., C. buxtoni Chop., Homorocoryphus nitidulus (Scop.) и туранский стеблевой сверчок Oecanthus turanicus (Uv.).

Что касается осоково-злаковых хортобионтов, то все 5 видов развиваются именно в речных долинах: Oxya fuscovittata (Marsch.), Tropidopola turanica Uv., Gonista sagitta (Uv.), Acrida oxycephala (Pall.), Truxalis eximia (Eichw.) Последние два вида весной выходят за пределы тугая, но в засушливое время тяготеют к нему.

С речными долинами в Средней Азии связано развитие двух перелетных мигрантов — Calliptamus italicus (L.) и Locusta migratoria L.

Не менее характерны для ядра тугайной экофауны герпетобионты и роющие геобионты. Первые из них представлены туранским эндемиком Chrotogonus turanicus Kuthy и семью видами тетригид, относящимися к родам Tetrix L., Paratettix I. Bol. и Ergatettix Kirby; в состав роющих геобионтов входят все три вида медведок (Gryllotalpa Latr.) и два вида триперстов — Tridactylus variegatus (Latr.) и T.sawignyi (Guer).

Распределение видов, входящих в состав тугайной экофауны, по форме их ареала имеет следующий характер: I группа — 9, II группа — 14, III группа — 33, IV группа — 9, V группа — 5, VI группа — 21, VII группа —5,

VIII группа – 0, IX группа – 1, X группа – 1. Таким образом, преобладают виды с ареалами, лежащими в области Древнего Средиземья; эндемичных видов около 22%.

Источники, из которых формировалась экофауна тугаев, определяются следующим сочетанием исходных зоогеографических элементов: эфиопский – 30, палеотропический – 18, ангарский – 18, средиземноморский – 15, атлантический – 10, среднеазиатский – 5, понто-каспийский – 1, неопределенный – 1. Здесь резко преобладает эфиопский элемент при низком параметре среднеазиатского элемента. Характерно, что показатели палеотропического, ангарского и средиземноморского элементов почти однозначны.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН ТУРАНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Рассмотренные нами пять экофаун, представленных на равнинах Средней Азии, существенно отличаются друг от друга видовым составом, составом жизненных форм, географическими особенностями и происхождением их компонентов. Поэтому индексы общности видового состава (I) вычисленные по Серенсену, у них очень невысокие (табл. 11). Больше всех отличается от других экофауна тугаев. Она самая крупная с самым крупным ядром. Входящие в ее состав виды или мезофильные или гигрофильные. В этой экофауне наиболее ярко выражено ярусное распределение видов; кроме того в тугаях локализовано большинство видов сверчковых и саранчовых, зимующих в активной фазе.

Явное преобладание в тугайной экофауне эфиопского, палеотропического и средиземноморского исходных зоогеографических элементов, на долю которых приходится свыше 60% всех тугайных видов, при низкой численности среднеазиатского элемента (5%), явно свидетельствует о том, что здесь мы имеем дело с мало изменившейся фауной, обитавшей когда-то вдоль берегов моря Тетис. В этом убеждает сравнение видового состава тугайной экофауны Средней Азии с фауной прямокрылых, представленных в зоне средиземноморских вечнозеленых кустарников, тянущейся вдоль берега Адриатического моря на Балканском полуострове. Здесь на протяжении от 40° до 42° сев. широты, что соответствует той части Туранской низменности, которая в широтном направлении простирается от Нукуса до Бухары, было зарегистрировано 27 видов прямокрылых (Правдин, 1964). Из них 26 видов или распространены также в речных долинах Средней Азии или представлены в них викарирующими видами тех же родов:

Адриатическая часть Балканского полуострова	Тугаи Средней Азии
Phaneroptera quadripunctata Br.-W.	Ph. spinosa B.-Bien.
Gryllus bimaculatus De Geer	G. bimaculatus De Geer
G. campestris L.	
Modicogryllus burdigalensis (Latr.)	M. burdigalensis (Latr.)
M. frontalis (Fieb.)	M. frontalis (Fieb.)
Melanogryllus desertus (Pall).	M. desertus (Pall.)
Pteronemobius heideni (Fisch.)	P. heideni (Fisch.)
Tridactylus variegatus Latr.	T. variegatus Latr.
Tetrix ceperoi balcanicus Karam.	T. subulata (L.)

Адриатическая часть Балканского полуострова	Тугаи Средней Азии
T. bolivari Saulcy	T. bolivari Saulcy
T. depressa Bris.	T. depressa Bris.
Tropidopola longicornis (Fieb.)	T. turanica Uv.
Anacridium aegyptium (L.)	A. aegyptium (L.)
Calliptamus italicus (L.)	C. italicus (L.)
Acrida bicolor Thnd.	A. oxycephala (Pall.)
Omocestus ventralis (Zett.)	O. heymonsi (Rme.)
Chorthippus brunneus (Thnb.)	Ch. biguttulus meridionalis Mistsh.
Ch. loratus (F.-W.)	Ch. dichrous (Ev.)
Ajolopus thalassinus (Fabr.)	A. thalassinus (Fabr.)
A. strepens (Latr.)	A. strepens (Latr.)
Locusta migratoria L.	L. migratoria L.
Oedipoda coerulescens (L.)	Oe. coerulescens (L.)
Oe. miniata miniata (Pall.)	Oe. miniata atripes B.-Bien.
Acrotylus insubricus insubricus (Scop.)	A. insubricus inficutus (Walk.)
Acrotylus patruelis (H.-Shaf.)	
Sphingonotus caerulans (L.)	Sph. maculatus Uv.

Рассматривая эти два списка, мы как бы видим перед собою единую древнесредиземноморскую фауну зоны вечнозеленой древеснокустарниковой растительности, окружавшей море Тетис в те времена, когда оно заполняло всю Туранскую низменность. Можно предположить, что восточные берега этого моря имели еще более богатую фауну прямокрылых которая была значительно пополнена тропическим палеарктическим элементом, о чем свидетельствует присутствие в среднеазиатских тугаях представителей родов Ergatettix Kirby, Oxya Serv. и Gonista I. Bol.

В процессе отступания моря в Туранской низменности эта фауна локализовалась в речных долинах. Так как русла рек меняли свое положение, то и фауна, укрывавшаяся в тугаях, передвигалась по равнинам, причем отдельные ее элементы оставались в местах, где сохранялось достаточное увлажнение, например, по берегам озер и в балках среди солончаковой пустыни, и в котлованах выдувания среди бугристых песков. Этим объясняется некоторое повышение индекса общности видового состава (I) при сравнении тугайной экофауны с экофаунами солончаковой пустыни и пустыни песчаной (табл. 11).

В результате деятельности человека создаются все новые и новые условия, благоприятствующие расширению экологического ареала тугайной экофауны, в связи с ее проникновением в расширяющиеся оазисы. Это происходит, прежде всего, в лёссовых подгорных равнинах Средней Азии, которые являются очагами древнейшей культуры. Такое расширение площади, оккупируемой экофауной тугаев, естественно ведет к непрерывному уменьшению экологического ареала экофауны эфемеровой пустыни. Последняя буквально зажата со всех сторон контактирующими с ней остальными экологическими фаунами.

Из остальных трех пустынных экофаун наибольший индекс общности видового состава (I = 0,44) наблюдается в каменистой и солончаковой пустынях (табл. 11) В этом случае наибольшее давление оказывает солончаковая экофауна; при близких количественных показателях видового состава у нее более мощное ядро, связанное в своей жизнедеятельности с обильной солянковой растительностью, которая интенсивно проникает в каменистую пустыню в виде полынно-солянковой и боялычевой формаций на засоленных местах. Кроме того, например, в Бетпак-Дале, помимо

Таблица 11

Индекс общности видового состава (I) в сравниваемых попарно экофаунах (по формуле Серенсена*)

Экофауна	Равнина					Горы			
	КП	СП	ПП	ЭП	Т	ГКП	ГПС	ГСС	ВГЛ
Каменистая пустыня (КП)	x	0.44	0.31	0.27	0.15	0.15	0.31	0.14	0.03
Солончаковая пусты (СП)	—		0.38	0.31	0.30	0.26	0.14	0.24	0.03
Песчаная пустыня (ПП)	—	—	x	0.17	0.23	0.07	0.12	0.09	0.03
Эфемеровая пустыня (ЭП)	—	—	—	x	0.21	0.16	0.11	0.12	0
Тугаи (Т)	—	—	—	—	x	0.05	0.21	0.16	0.09
Горная каменистая пустыня (ГКП)	—	—	—	—	—	x	0.06	0.08	0.02
Горная полусаванна (ГПС)	—	—	—	—	—	—		0.23	0.24
Горные субаридные степи (ГСС)	—	—	—	—	—	—	—		0.14
Высокогорные луга (ВГЛ)	—	—	—	—	—	—	—	—	

* $I = \frac{2j}{a+b}$, где j — число видов, общих для сравниваемых группировок; a + b — общее число видов в сравниваемых группировках.

таких типичных для гипсофильной растительности формаций, встречаются отдельные участки, где растительность представлена комплексом ассоциаций, в котором элементы солончаковой и каменистой пустыни представляют сложную мозаику.

Наиболее специализирована экофауна песчаной пустыни. По количеству видов она близка к тому, что имеет место в солончаковой и каменистой пустынях, но у нее более разнообразный родовой состав и наиболее мощное ядро. Здесь имеются эндемичные роды, адаптированные к жизни в экстремальных условиях перевеваемого сыпучего грунта, зарастающего пионерами из числа псаммофильных растений. Именно в этой экофауне среднеазиатский элемент занимает первое место среди исходных зоогеографических элементов на территории Туранской низменности.

СОВРЕМЕННЫЙ ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС У ПРЯМОКРЫЛЫХ В ТУРАНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

О современном формообразовательном процессе, происходящем в каком-либо регионе, мы судим обычно по внутривидовой дифференциации. В данном случае речь идет о видах, которые на территории Туранской низменности образуют эндемичные подвиды. В настоящее время насчитывается таких семнадцать видов; они относятся к четырем экофаунам: каменистой пустыни, солончаковой пустыни, песчаной пустыни и тугаев (табл. 12). Таксономически эти виды распределяются следующим обра-

кузнечиков — 1 вид, сверчковых — 4 вида и саранчовых — 12 видов.

Таблица 12

Видовой состав прямокрылых, образующих специфические подвиды в Туранской низменности

Вид	Экофауна	Количество подвидов в Средней Азии	Вид	Экофауна	Количество подвидов в Средней Азии
Damalacantha vacca (F.-W.)	каменистая пустыня	1	Thrinchus arenosus B.-Bien.	песчаная пустыня	2
			Strumiger desertorum Zub.		3
Thrinchus campanulatus F.-W.		2	Diexis varentzovi Zub.		4
			Ochrilidia hebetata (Uv.).		2
Eugryllodes odicus Mistsh.	солончаковая пустыня	2	Tartarogryllus tartarus (Sauss.)	тугай	2
			Modicogryllus burdigalensis (Latr.)		2
Asiotmethis heptapotamicus (Zub.)	"	5	M. bucharicus (B.-Bien.)		2
Egnatioides desertus Uv.		2	Tetrix tartara (I. Bol.)		2
Mioscirtus wagneri (Kitt.)		2	Tropidopola turanica Uv.		2
Sphingonotus eurasius Mistsh.		2	Messasippus kozhevnikovi (Tarb.)		3

Основное направление формообразовательного процесса в Туранской низменности выражается в распадении вида на подвиды в том случае, когда он распространен как в северном, так и в южном варианте среднеазиатских пустынь; иначе говоря, — в двух геоботанических провинциях — в Южной среднеазиатской пустынной и в Северной среднеазиатской пустынной (Правдин, 1978). В этом случае мы наблюдаем образование южных и северных среднеазиатских подвидов, как это имеет место у Thrinchus campanulatus F.-W., Asiotmethis heptapotamicus (Zub.), Sphingonotus eurasius Mistsh., Ochrilidia hebetata (Uv.), Modicogryllus burdigalensis (Latr.), Tetrix tartara (I. Bol.), Tropidopola turanica Uv., Mesasippus kozhevnikovi (Tarb.).

Есть случаи, когда вид в пределах одной провинции распадается на подвиды в широтном направлении. Так, живущий среди барханных песков Diexis varentzovi Zub. в Туркмении представлен четырьмя подвидами, из которых один распространен на юго-западе республики, другой — на юге ТССР и в Северо-Восточном Иране, третий описан с юга-востока Туркмении, а четвертый — из восточной Туркмении и западного Узбекистана (Мищенко, 1950б).

Особый интерес представляет петробионт Damalacantha vacca (F.-W.), который в пределах своего ареала распадается на два подвида: D. vacca sinica B.-Bien., распространенный в Северо-Западном Китае и Южной Монголии и D. vacca vacca (F.-W.) — обитатель каменистых пустынь в Северной Среднеазиатской пустынной провинции.

ГЛАВА IV

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН В ГОРАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

ЭКОФАУНА ГОРНОЙ КАМЕНИСТОЙ ПУСТЫНИ

Горная каменистая пустыня распространена на каменисто-щебнистых склонах гор Передней и Средней Азии, вдающихся в равнинную пустыню и находящихся под влиянием ее климатических условий. Из растительности на таких горных склонах пышное развитие получает особая формация — нагорных ксерофитов. Основным очагом нагорной ксерофитной флоры являются Иран и Армения. Отсюда нагорные ксерофиты распространялись в горы Копетдага, Памиро-Алая и далее до Каратау. Севернее этого хребта встречаются только обрывки такой флоры (Коровин, 1934а, 1962).

В состав формации нагорных ксерофитов входят главным образом многолетние растения; особенно распространенным типом растений является здесь тип подушковидных полукустарников, обычно эндемичных для отдельных горных хребтов. Среди нагорных ксерофитов ботаники выделяют особый подтип трагакантов, куда относятся полукустарниковые и груботравянистые колючие ксерофиты и гемиксерофиты, такие как эспарцет Onobrychis echidna Lipsky или Acantholimon alatavicum Bge.

Главнейший очаг развития трагакантов в Средней Азии находится в Копетдаге, где они появляются вместе с арчой и широко распространены в поясе степей (Коровин, 1962). В Туркестанском хребте подушковидные нагорные ксерофиты поднимаются по каменистым склонам на высоту свыше 3000 м (Афанасьев, 1956). Благодаря такому высотному распределению каменисто-щебнистого субстрата и связанной с ним нагорно-ксерофитной растительности представители экофауны горной пустыни могут подниматься очень высоко в горы по соответствующим местообитаниям, хотя по мере продвижения на большие высоты их состав становится беднее и однообразнее (Правдин, 1940, 1960, 1962б, 1980).

Экофауна горной каменистой пустыни в предгорьях контактирует с экофауной каменистой пустыни, распространенной на равнине. Однако этот контакт не очень велик и, во всяком случае, значительно менее выражен, чем в случае контактирования каменистой пустыни с пустыней солончаковой. Это явно бросается в глаза при сопоставлении соответствующих индексов общности видового состава всех трех указанных экофаун (табл. 11).

Самобытность экофауны горной каменистой пустыни выявляется при сравнении ее с любой пустынной экофауной из числа распространенных в Туранской низменности. Прежде всего, она значительно крупнее; в ее составе зарегистрировано свыше 80 видов прямокрылых, относящихся к 30 родам (табл. 13). Из этих тридцати восемь родов возникли на каменистых склонах гор Средней Азии, а именно: Ferganusa Uv., Lithoxenus B.-Bien., Eumetrioptera Mir., Phytomastax B.-Bien., а также — Bergiola Stshelk., Squamiana Zeun., Melanotmethis Uv. и Pezotmethis Uv. Четыре

Таблица 13

Состав прямокрылых насекомых в экофаунах гор Средней Азии

Роды	Число видов в экофауне			
	ГКП	ГПС	ГСС	ВГЛ
Tettigoniidae				
Phaneroptera Serv.		2		
Poecilimon Fisch.		1	1	
Saga Charp.			1	
Glyphonotus Redt.		4		
Tettigonia L.		2		1
Ceraeocercus Uv.		1		
Drymadusella Rme		1		1
Ferganusa Uv.	1			
Calopterusa Uv.		2		
Lithoxenus B.-Bien.	4			
Bergiola Stshelk.	2			
Tadzhikia Mistsh.		2		1
Gampsocleis Fieb.			1	
Decticus Serv.				1
Medecticus Uv.		1		
Platycleis Fieb.	1	4	2	3
Squamiana Zeun.	1	1		
Alticolana Zeun.		1		1
Tessellana Zeun.		1		
Semenoviana Zeun.	1	3		
Montana Zeun.			2	
Metrioptera Wesm.				1
Eumetrioptera Mir.	6			
Bicolorana Zeun.				1
Roeseliana Zeun.			1	
Gryllidae				
Gryllus L.		1		
Tartarogryllus Tarb.		1		
Modicogryllus Chop.		1		
Melanogryllus Chop.		1		
Pteronemobius Jak.				1
Myrmecophilus Berthold		1		
Oecanthidae				
Oecanthus Serv.		1		
Eumastacidae				
Clinomastax B.-Bien.		1		
Phytomastax B.-Bien.	8			
Gomphomastax Br.-W.	1	6		4
Pamphagidae				
Melanotmethis Uv.	1			
Pezotmethus Uv.	4			
Saxetania Mistsh.	5			
Acrididae				
Oxya Serv.				1
Bienkoa Mistsh.		1		1
Conophyma Zub.	2	34		38
Tarbinskia Mistsh.		1		
Plotnikovia Um.				1
Calliptamus Serv.	2	2	1	
Ochrilidia Stål	1			

Таблица 13 (окончание)

Роды	Число видов в экофауне			
	ГКП	ГПС	ГСС	ВГЛ
Chrysochraon Fisch.				1
Euthystira Fieb.				1
Pararcyptera Tarb.			1	1
Ramburiella I. Bol.		1		
Dociostaurus Fieb.			2	
Notostaurus B.-Bien.	1	1	1	
Mizonocara Uv.	5			
Eremippus Uv.	6			1
Stenobothrus Fisch.	1		5	1
Omocestus I. Bol.			4	1
Myrmeleotettix I. Bol.			1	
Gomphocerus Thnb.			1	1
Stauroderus I. Bol.		1	1	1
Chorthippus Fieb.	4	18	8	17
Euchorthippus Tarb.		1	2	
Saxetophilus Um.	1			
Epacromius Uv.			1	1
Aiolopus Fieb.				1
Locusta L.				1
Oedaleus Fieb.	1	1	1	
Pyrgodera F.-W.	1			
Brunnerella Sauss.	1			
Celes Sauss.			1	
Oedipoda Latr.	4	1	1	1
Acrotylus Fieb.	1	1		
Bryodema Fieb.	3			
Pseudoceles I. Bol.	1			
Cophotylus Krauss	1			
Sphingonotus Fieb.	10	1		1

ГКП — горная каменистая пустыня, ГПС — горные полусаванны, ГСС — горные субаридные степи, ВГЛ — высокогорные луга.

последние, из числа перечисленных, имеют своих представителей и в каменистой пустыне на прилегающих к горам равнинах.

Рассматриваемая экофауна обладает очень крупным ядром; в его состав входит около 70% от общего числа видов.

Спектр жизненных форм комплектуется из 9 групп:

< 22эб 17мтб 11птб 10лб 9фх 6зх 4тх 1сф 1пг >

Наличие специфического каменисто-щебнистого субстрата и характерный габитус полукустарничковых и травянистых подушковидных растений определяют экологическую основу такого спектра. В нем, с одной стороны, преобладают эремобионты, петробионты и литобионты; из них литобионты (4 вида Lithoxenus B.-Bien. и 6 видов Eumetrioptera Mir.) специфичны только для этой экофауны. С другой стороны, в спектре содержится значительное количество эндемичных микротамнобионтов (виды родов Bergiola Stshelk., Phytomastax B.-Bien.), что служит индикатором преобладающего типа растительности.

Факультативных хортобионтов хотя в спектре и много, но в основном это виды, заходящие из прилегающих подгорных пустынь. Остальная

фитофильная часть спектра очень мала. В ней интересны следующие компоненты из числа настоящих (злаковых) хортобионтов и травоядных хортобионтов. Злаковые хортобионты, входящие в состав ядра данной экофауны, сохранив хортобионтый облик, резко изменили свое поведение, переходя к образу жизни, характерному для петрофильных микротамнобионтов (Stenobothrus kirgizorum Ikonn., Chorthippus saxatilis B.-Bien., Ch. ketmenicus B.-Bien., Ch. oreophilus B.-Bien., Ch. jachontovi Mistsh., Saxethophilus petulans Um.). Так, например, эндемик Джунгарского Алатау Stenobothrus kirgizorum Ikonn. на высоте 1800–2000 м обитает на каменистых участках и осыпях в сообществе с Gomphomastax juniperi B.-Bien. и Montana tianshanica (Uv.). Здесь все эти три вида встречаются на кустах можжевельника (Бей-Биенко, 1948а). Из рода Conophyma Zub., вйдам которого присуща исходная жизненная форма травоядных хортобионтов, виды C. saxatile Mistsh. и C. alajense Mistsh. перешли к обитанию на каменистых осыпях.

Распределение видов, входящих в состав экофауны горной каменистой пустыни, по типу ареалов показывает следующее: I группа – 1, II группа – 1, III группа – 11, IV группа – 1, V группа – 4, VI группа – 5, VII группа – 1, VIII группа – 0, IX группа – 6, X группа – 51. Здесь явно доминируют среднеазиатские эндемики, на долю которых приходится почти 70%.

Распределение видового состава между исходными зоогеографическими элементами выражается следующими показателями: среднеазиатский – 36, атлантический – 15, переднеазиатский – 10, ангарский – 9, средиземноморский – 8, эфиопский – 3. Наблюдается преобладание автохтонного среднеазиатского элемента. Характерно, что эфиопский элемент находится в явно депрессивном состоянии.

ЭКОФАУНА ГОРНЫХ ПОЛУСАВАНН

Экологическая фауна горных полусаванн связана с распространением в горах Средней Азии своеобразного типа растительности, впервые описанного М.В. Культиасовым (1926) под названием "сухие разнотравные степи". В дальнейшем эта растительность неоднократно переименовывалась различными ботаниками.

В настоящее время вслед за П.Н. Овчинниковым (1957), чаще всего применяют термин "горные полусаванны", подчеркивая этим их связь с горным ландшафтом и промежуточное положение между степями и саваннами.

Горные полусаванны в Средней Азии распространены преимущественно в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае. По Е.П. Коровину (1962) выделяются два класса формаций: низкогорные разнотравные и горные крупнотравные полусаванны. Эдификатором низкогорных разнотравных полусаванн на пологих мелкоземистых склонах адыров и в нижней части склонов гор, на высотах 1100–1200 м над ур.м., является волосоносный пырей Agropyrum trichophorum (Link.) Richt. Из других злаков, характерных для горных полусаванн, выделяются бородач Andropogon ischemum L. и луковичный ячмень Hordeum bulbosum L.

В горных крупнотравных полусаваннах основу растительного покрова составляют крупные зонтичные – Prangos pabularia Lindl. и виды рода Ferula L., в сочетании с другими высокими травами, такими как Eremurus regelii Vved., астрагалы (Astragalus spp.) и девясил Inula grandis Schrenk.

Горные крупнотравные полусаванны распространены преимущественно в поясе листопадных лесов, но проникают и в пояс елово-пихтовой тайги и доходят до субальпийского пояса.

Основные компоненты горных полусаванн, как показал П.Н. Овчинников, формировались в результате общего процесса ксерофилизации флоры Средней Азии и Средиземья. В процессе становления полусаванн эфемеризации подвергались лесные типы третичной растительности.

С точки зрения источников формирования горных полусаванн особый интерес представляют зонтичные родов Prangos Lindl. и Ferula L. Первый из них представлен в Средней Азии 14 видами, распространенными на север до Киргизского Алатау. За пределами нашей страны род встречается только в восточных частях области Средиземья. Род Ferula L. содержит значительно большее число видов (132) и ареала его, охватывая Средиземье, на восток простирается до Западных Гималаев, а на югозападе — до Эфиопии и Кении.

Вполне вероятно, что возникновение рода связано с африканскими плоскоплодными зонтичными, распространенными в третичном периоде (Коровин, 1961).

Экофауна горных полусаванн самая крупная из всех экологических фаун прямокрылых Средней Азии; в ее составе свыше 100 видов, относящихся к 35 родам (табл. 13). Из этих родов наиболее обильно представлены два: Conophyma Zub. (31 вид) и Chorthippus Fieb. (15 видов), на долю которых приходится около 45% от всего состава экофауны.

Ядро экофауны крупное, включает 62 вида. Особый колорит ему придает наличие в нем таких специфических родов, как Glyphonotus Redt., Ceraeocercus Uv., Calopterusa Uv., Tadzhikia Mistsh., Clinomastax B.-Bien., Gomphomastax Br.-W. и Tarbinskia Mistsh.

В спектре жизненных форм выделяются 11 групп:

< 49тх 22зх 8фх 7тб 4фб 3 сф 3эб 1пм 1пг 1мф 4 неопр. >

В этом спектре явно преобладают фитофильные группы жизненных форм, причем ведущее положение занимают травоядные хортобионты и злаковые хортобионты.

Распределение видов, входящих в состав экофауны горных полусаванн, по типу ареалов определяется такими показателями: I группа — 1, II группа — 10, III группа — 13, IV группа — 1, V группа — 1, VI группа — 4, VII группа — 5, VIII группа — 0, IX группа — 3, X группа — 65. Следовательно свыше 65% видов здесь представлено среднеазиатскими эндемиками, преимущественно горными.

Распределение видового состава между исходными зоогеографическими элементами носит следующий характер: среднеазиатский — 50, ангарский — 23, средиземноморский — 13, переднеазиатский — 5, эфиопский — 4, атлантический — 4, палеотропический — 2, неопределенный — 2. В этом ряду первое место занимает среднеазиатский автохтонный элемент; достаточно велика роль ангарского элемента.

ЭКОФАУНА ГОРНЫХ СУБАРИДНЫХ СТЕПЕЙ

Экологическая фауна горных субаридных степей в Средней Азии связана с растительностью, образованной в основном дерновинистыми ксерофильными злаками. Они распространены преимущественно на мелкоземистых местообитаниях и в основном слагаются из дерновин типчака, ковылей, видов овсеца, тонконога, бескильницы, беломятлика и некоторых других плотнокустовых злаков.

В нижней части степного пояса степные элементы вступают в контакт с представителями пустыни и образуют ассоциации полынно-типчаковой полупустыни. В верхней части степного пояса происходит встреча степных злаков с субальпийской луговой растительностью, в результате чего формируются остепненные луга.

Экологическая фауна горных субаридных степей по видовому составу значительно беднее остальных среднеазиатских горных экофаун; в ней зарегистрировано всего 39 видов, относящихся к 21 роду (табл. 13).

В то же время она специфична своей приуроченностью к дерновинно-злаковым степям. Поэтому большинство входящих в ее состав видов типичны не для Средней Азии, как определенного региона, а для евросибирских степей. Так, например, в состав ее ядра входят типичные степные виды: Saga pedo Ev., Pararcyptera microptera (F.-W.), Dociostaurus brevicollis (Ev.), пять видов рода Stenobothrus Fisch., Omocestus petreus (Bris.), Euchorthippus pulvinatus (F.-W.) и Celles variabilis (Pall.).

К ним примыкают и представители лесо-степных биоценозов: Gampsocleis glabra (Hbst.), Roeseliana fedtschenkoi (Sauss.), Omocestus viridulus (L.), Omocestus ventralis (Charp.), Gomphocerus sibiricus (L.) и др. Всего в ядре 21 вид, что составляет около 54% от общего числа видов.

Спектр жизненных форм комплектуется всего из шести групп:

<23зх 10фх 2пг 1тх 1фз 1эб>

Основу этого спектра составляют злаковые хортобионты; второе место занимают факультативные хортобионты. Геофильная часть спектра представлена всего одним видом — Oedipoda caerulescens (L.), заходящей в своем распространении на юг лесной зоны.

Распределение видов, входящих в состав экофауны горных субаридных степей, по типу ареала показывает следующее: I группы — 0, II группы — 6, III группа — 8, IV группа — 1, V группа — 2, VI группа — 1, VII группа — 17, VIII группа — 1, IX группа — 0, X группа — 3. Доминируют степные палеарктические виды (VII группа). Среднеазиатские эндемики представлены всего четырьмя видами: Platycleis fatima Uv., Montana tianshanica (Uv.), Stenobothrus tadzhicus Mistsh. и Chorthippus karatavicus B.-Bien.

Распределение видового состава между исходными зоогеографическими элементами выражается следующими показателями: ангарский — 26, средиземноморский — 9, эфиопский — 2, атлантический — 1, палеотропический — 1. Доминирует ангарский элемент; среднеазиатский автохтонный элемент отсутствует. Такое сочетание элементов свидетельствует об относительной молодости данной экофауны. Это подтверждается спецификой ее экологического ареала, зависящего от распределения в горах Средней Азии степного типа растительности. По данным Н.Ф. Гончарова и П.Н. Овчинникова [1935], в Памиро-Алае встречаются только фрагменты этого типа в виде "субальпийских" степей; в Западном Тянь-Шане уже имеется особый пояс типчаково-ковыльных степей, а в Северном Тянь-Шане типчак получает особенно широкое распространение. Наконец, севернее Тарбагатая в плакорных условиях евразиатские степи становятся зональным типом растительности.

ЭКОФАУНА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ

Экологическая фауна высокогорных лугов связана с луговой растительностью субальпийского и альпийского поясов. В субальпийских лугах видовой состав растений очень разнообразен. Основу его составляет разнотравье; злаки и осоки занимают второе место. В северной части гор Средней Азии, например, в Джунгарском Алатау, высокогорные луга появляются на высоте 2400–2500 м; по мере продвижения на юг их граница поднимается все выше и в восточной части Алайской долины проходит уже на высоте 3000–3200 м (Коровин, 1962).

В альпийском поясе растительность обычно представлена в виде альпийских лужаек, кобрезиевых лугов и криофильных пустошей. Альпийскими лужайками или "альпийскими коврами" называют высокогорную растительность, встречающуюся пятнами по северным мягким склонам. Ее основу составляют низкорослые двудольные травы и некоторые злаки. Кобрезиевые луга формируются из осок рода Cobresia Wild. Растительность криофильных пустошей представлена подушковидными жизненными формами. Подушки криофитов существенно отличаются от подушек нагорных ксерофитов. Во-первых, их листья и побеги сохраняют мягкую структуру и лишены колючек. Во-вторых, они имеют уплощенную форму и плотно прижаты к почве, а их горизонтальные побеги легко укореняются. Отсюда специфическая "натечная" форма подушки, типичная для высокогорий (Коровин, 1962). Примером могут служить виды остролодок (Oxytropis DC.); этот род, представленный в Средней Азии 50 видами, явно тяготеет к ирано-туранской флоре (Коровин, 1951).

В составе экофауны высокогорных лугов известно свыше 85 видов прямокрылых, относящихся к 28 родам (табл. 13). Из этих родов, так же как в горных полусаваннах, доминирующую роль играют два: Conophyma Zub. (38 видов) и Chorthippus Fieb. (17 видов); на их долю приходится почти 65% от всего видового состава.

Ядро в этой экофауне большое; его составляют 52 вида (60%). Характерно, что в ядре доминирующая роль Conophyma Zub. и Chorthippus Fieb. выражена еще более ярко; общее число представителей этих двух родов достигает 80%. При этом некоторые группы видов конофим сформировались именно в условиях высокогорий. Так, например, явно высокогорного происхождения эндемичные для Центрального Тянь-Шаня такие группы, как Semenovi, Almásyi и Zubovskii (рис. 36). В высокогорьях Алайской долины и окружающих ее хребтов, Алайского и Заалайского, на высотах свыше 3000 м (Umnov, 1931) сформировался эндемичный род Plotnikovia Um. (рис. 37).

Экологическая специфика высокогорных лугов и связанное с этим обилие фитофильных форм определяют характер спектра жизненных форм; он состоит из 12 групп:

< 49тх 23зх 3эб 2сф 2фх 1тб 1 мтб 1 озх 1пм 1пг 1фб 1 неопр. >

Из них ведущими являются травоядные хортобионты и злаковые хортобионты. Интересно, что эремобионты здесь представлены тремя видами, сформировавшимися в горных условиях: Oedipoda himalayana Uv., Sphingonotus pamiricus Rme и Sph. lucidus Mistsh.

Распределение видов, входящих в состав экофауны высокогорных лугов, по типу ареалов выражается следующими показателями: I группа – 4, II группа – 6, III группа – 2, IV группа – 0, V группа – 2, VI группа – 0, VII группа – 2, VIII группа – 3, IX группа – 0, X группа – 67.

Таким образом, около 78% представленных в экофауне видов являются эндемиками гор Средней Азии.

Распределение видового состава между исходными зоогеографическими элементами носит следующий характер: среднеазиатский — 46, ангарский — 27, средиземноморский — 4, эфиопский — 3, переднеазиатский — 2, атлантический — 2, палеотропический — 2. Здесь ясно преобладает среднеазиатский автохтонный элемент; второе место занимает ангарский элемент.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН ГОР СРЕДНЕЙ АЗИИ

Так же, как и в случае экологических фаун, распространенных в Туранской низменности, все четыре горные экофауны хорошо отличаются друг от друга по видовому составу, составу жизненных форм, пространственному распределению и происхождению их компонентов. Об этом свидетельствуют низкие индексы общности видового состава (табл. 11).

Ближе всего друг к другу стоят экофауны горных полусаванн и высокогорных лугов. Располагаясь в разных высотных поясах, они контактируют в Памиро-Алае и Западном Тянь-Шане. Это крупные экологические фауны с крупными ядрами. В обеих экофаунах доминирующую роль играют два рода — Conophyma Zub. и Chorthippus Fieb. Помимо того, что в горных полусаваннах и в высокогорных лугах имеются специализированные виды этих родов, ряд видов является общим для обоих типов растительности. Сюда относятся, например, Conophyma armatum Mistsh., C. pylnovi Uv., C. jacobsoni Uv., C. dirshi B.-Bien. C. darvazicum Mistsh., C. mirabile Mistsh., Chorthippus antennalis Um., Ch. darvazicus Mistsh. и Ch. bucharicus B.-Bien. В спектрах жизненных форм обеих экофаун ведущее положение занимают травоядные хортобионты и злаковые хортобионты. В обоих случаях наблюдается высокий процент эндемичных видов (65—78%) при явном преобладании среднеазиатского автохтонного элемента и достаточно высокой роли ангарского элемента.

Все сказанное свидетельствует об общности источников, из которых формировались экологические фауны горных полусаванн и высокогорных лугов; различия же между ними объясняются тем, что одна из них эволюционировала в средних поясах гор, а другая в условиях высокогорий.

Иная картина наблюдается в случае экофауны горной каменистой пустыни. Это тоже крупная экологическая фауна с крупным ядром и высоким процентом эндемичных видов (70%), но она очень специализирована, так как эволюционировала в условиях каменисто-щебнистых склонов с типичной растительной формацией нагорных ксерофитов. Отсюда специфика спектра жизненных форм, в котором преобладают геофильные формы — эремобионты, петробионты и литобионты — в сочетании с микротамнобионтами. При формировании этой экофауны основными источниками являлись среднеазиатский автохтонный элемент, а также элементы атлантический и переднеазиатский.

Четвертая экологическая фауна, связанная с горными субаридными степями, отличается небольшими размерами и небольшим ядром. Она явно ангарского происхождения; среднеазиатский автохтонный элемент в ней отсутствует. В спектре жизненных форм доминируют злаковые хортобионты, тесно связанные в своем формировании с евросибирскими дерновинными степями, преимущественно типчаково-ковыльными.

Так как нижние ступени горных систем Средней Азии переходят в Туранскую низменность, элементы равнинных экофаун проникают в горы иногда на большую высоту и потому внедряются в горные экологические фауны. Это прежде всего относится к тем 8 видам прямокрылых, которые являются общими для всех экофаун пустыни. Так, факультативные хортобионты Platycleis intermedia (Serv.) Calliptamus barbarus (Costa) и Notostaurus albicornis (Ev.) проникают в горную каменистую пустыню, горные полусаванны и горные субаридные степи. Chorthippus biguttulus (L.) доходит до высокогорий. В горной каменистой пустыне присутствуют эремобионты Oedipoda miniata (Pall.), Sphingonotus maculatus Uv.и Sph. satrapes Sauss.

Гигрофильный тугайный элемент, особенно сверчки-фиссуробионты, проникает в горы по влажным саям, на дне которых протекают ручьи, впадающие в речные долины. Некоторые виды, например, Gryllus bimaculatus De Geer, Tartarogryllus tartarus (Sauss.) и Modicogryllus frontalis (Fieb.) в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае, поднимаясь по саям высоко в горы, могут выходить на окружающие склоны. Melanogryllus desertus (Pall.) был найден под камнями в Алайской долине на высоте 1500—1750 м (Ramme, 1930).

СОВРЕМЕННЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В ГОРАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Характерной особенностью фауны прямокрылых гор Средней Азии является то, что формообразовательный процесс протекает в настоящее время в еще более широких масштабах, чем на равнинах Туранской низменности.

Причины развития горной эндемичной фауны в Средней Азии, по-видимому, могут быть разбиты на две группы: причины исторические (геологические) и причины экологические. Действие причин первой группы в настоящее время значительно ослаблено, хотя орогенические процессы продолжают еще играть некоторую роль. Так, например, хребты, окружающие Ферганскую депрессию с юга и востока, продолжают и сейчас испытывать поднятие (Щукин, 1960). Причины же второй группы, являясь экологическими факторами, играют в настоящее время ведущую роль в качестве причин, направляющих современный формообразовательный процесс у прямокрылых в горных районах Средней Азии. Этот процесс выражается в формировании географических рас (подвидов) на различных горных хребтах или даже на их отдельных, более или менее экологически изолированных, отрезках. Наболее ярко он выражен у саранчовых, среди которых около пятидесяти видов образуют эндемичные подвидовые формы. Из кузнечиков только четыре вида представлены эндемичными горными подвидами: Ceraeocercus fuscipennis Uv., Tadzhikia pavlovskii Mistsh., Platycleis intermedia (Serv.) и P. fatima Uv.

Современный формообразовательный процесс у прямокрылых в горах Средней Азии подробно изложен в работах Ф.Н. Правдина (1963, 1964б, 1966, 1978; Pravdin, 1969). Поэтому мы остановимся только на основных положениях, вытекающих из этих исследований.

Виды, образующие в горах Средней Азии специфические подвиды, делятся на две большие группы. Первая группа охватывает виды с широкими ареалами, бо́льшая часть которых лежит в пределах равнинных частей Евразии, где они связаны преимущественно с ландшафтами пустынь, полупустынь или степей (табл. 14).

Таблица 14

Видовой состав широко распространенных саранчовых, образующих в горах Средней Азии специфические подвиды (по Правдину, 1978)

Вид	Жизненная форма	Количество подвидов	
		в СССР	в горах Ср. Азии
Pararcyptera microptera (F.-W.)	Настоящий хортобионт	8	1
Gomphocerus sibiricus (L.)	То же	4	1
Chorthippus apricarius (L.)		5	1
Ch. biguttulus (L.)		6	3
Ch. macrocerus (F. W.)		4	1
Ch. parallelus (Zett.)		3	1
Calliptamus italicus (L.)	Факультативный хортобионт	2	1
C. barbarus (Costa)	То же	3	1
C. coelesyriensis (G.-T.)		4	1
Dociostaurus kraussi (Ingen.)		5	1
Notostaurus albicornis (Ev.)		3	1
Oedipoda miniata (Pall.)	Эремобионт	2	1
Sphingonotus maculatus Uv.	То же	3	1
Sph. rubescens (Walk.)	"	4	1
Sph. nebulosus (F.-W.)		4	1
Sph. obscuratus (Walk.)		3	1

Все представители первой группы в процессе эволюции образовали в горах Средней Азии специфические подвиды. Так, Calliptamus italicus (L.) в Каратегине и в Гиссарской долине представлен особой формой – reductus Rme. Calliptamus barbarus nanus Mistsh. связан с Зеравшанским хребтом, где обитает на высотах 900–2800 м (Ramme, 1930; Мищенко, 1952a). Calliptamus coelesyriensis (G.-T.) в Средней Азии представлен двумя горными подвидами, из которых один (–hissaricus Mistsh.) встречается на Гиссарском хребте, а другой (– intricatus Mistsh.) распространен в Копетдаге и в Иране. Pararcyptera microptera (F.-W.) в горах южного Казахстана и Средней Азии широко представлена специфической географической расой – turanica (Uv.). На Гиссарском хребте обитает эндемичный подвид Notostaurus albicornis rubripes Mistsh. Dociostaurus kraussi (Ingen.) образует особый подвид (–ornatus Mistsh.), ареал которого лежит в горах Кухистана (Туркестанский и Гиссарский хребты). Gomphocerus sibiricus (L.) и ряд видов рода Chorthippus Fieb., проникших в горы Средней Азии, образовали здесь характерные горные расы [Gomphocerus sibiricus turkestanicus Mistsh., Chorthippus apricarius asiaticus Mistsh., Ch. biguttulus pamiricus (Rme)].

Интересную картину показывает скальная пустынница Sphingonotus nebulosus (F.-W.), характерный геофил, связанный с каменистыми участками и скалами. В предгорьях и горах Средней Азии она представлена двумя подвидами, которые оба встречаются на территории Туркестанского хребта. При этом один из них (Sph. nebulosus violascens Uv.) часто встречается в полынно-солянковой формации пустынного пояса. Только одиночные экземпляры проникают в горы выше, чем на 700–800 м, по

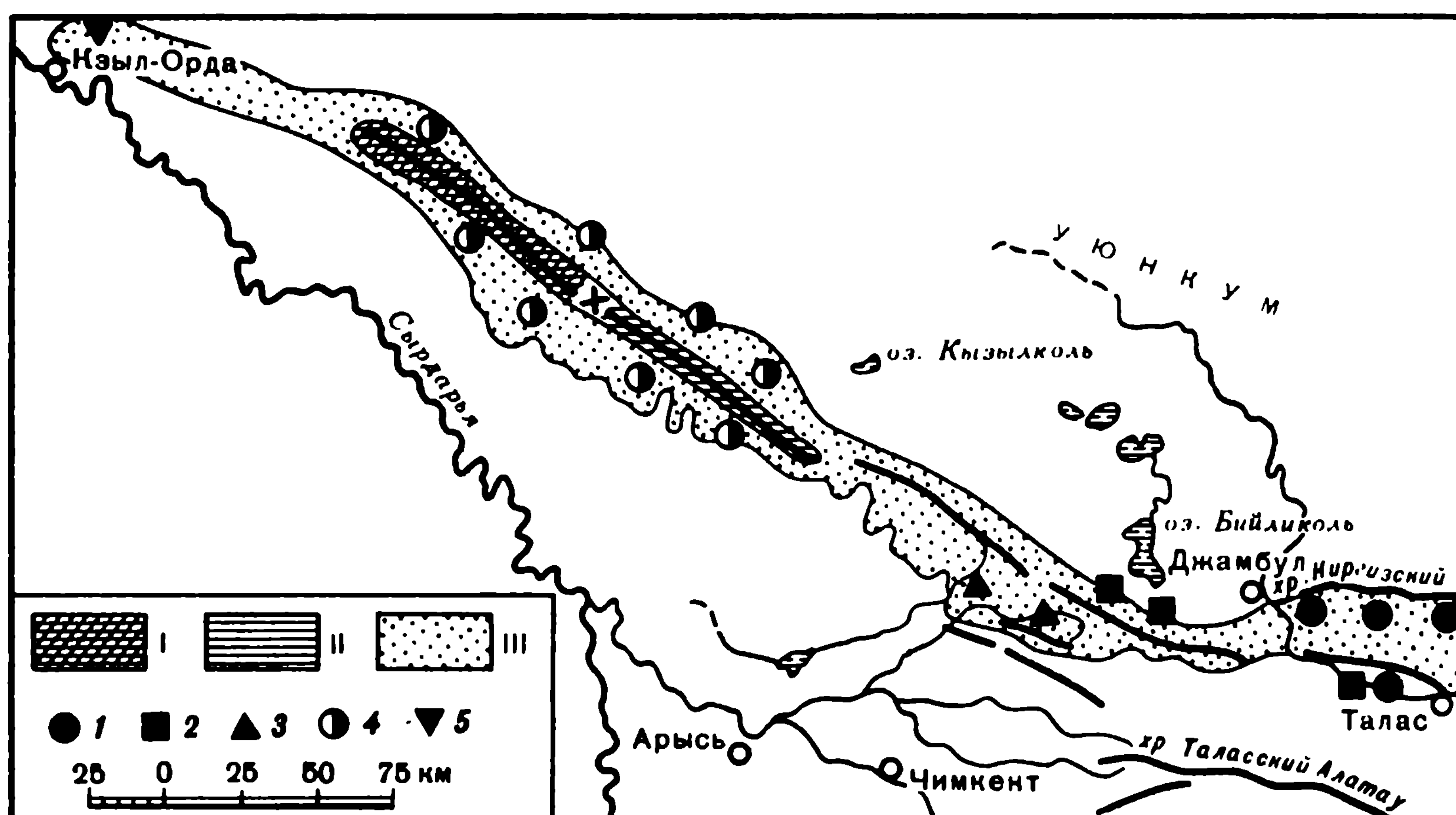


Рис. 48. Географическое распространение подвидов Pezotmethis karatavicus (Uv.) и Pezotmethis nigrescens (Pyl.) (по Правдину, 1978).

Ареалы: I — P. karatavicus karatavicus (Uv.), II — P. karatavicus pylnovi (B.-Bien.), III — P. nigrescens (Pyln.): 1 — nigrescens (Pyln.), 2 — crassus (Uv.), 3 — hemipterus B.-Bien., 4 — subalatus B.-Bien., 5 — desertus B.-Bien.

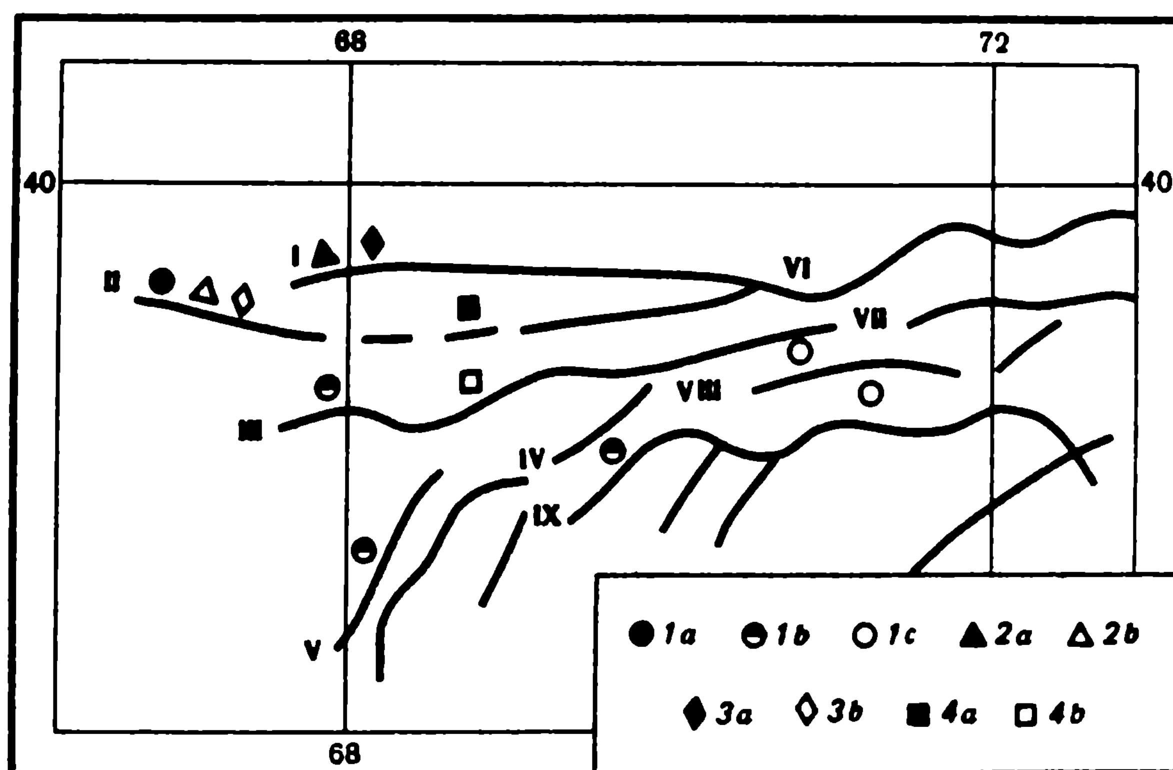


Рис. 49. Распространение некоторых видов и подвидов саранчовых в хребтах Памиро-Алая (по Правдину, 1978)

1 — Bienkoa fedtschenkoi (Zub.) с подвидами: a — fedtschenkoi (Zub.), b — ornata (Rme), c — accola Mistsh.; 2 — Conophyma maracandicum Mistsh с подвидами: a — sordidum Mistsh., b — maracandicum Mistsh.; 3 — C. mirabile Mistsh. с подвидами: a — mirabile Mistsh., b — coruscum Mistsh.; 4 — Sphingonotus zebra Mistsh. с подвидами: a — flavipes B.-Bien., b — zebra Mistsh. Хребты: I — Туркестанский, II — Зеравшанский, III — Гиссарский, IV — Каратегин, V — Бабатаг, VI — Алайский, VII — Заалайский, VIII — Петра I, IX — Дарвазский

каменисто-щебнистым склонам (Правдин, 1962б). Другой же подвид (Sph. nebulosus discolor Uv.), по данным А.Г Давлетшиной (1949), связан со склонами южных экспозиций на высотах от 2000 до 2800 м и выше. Он обитает здесь на конусах выноса третичных отложений из затвердевших красных глин, на щебнистых осыпях, а также в формации нагорных ксерофитов на щебнистых почвах, где растительный покров

Таблица 15

Видовой состав среднеазиатских ореофильных саранчовых, образующих специфические подвиды (по Правдину, 1978)

Вид	Жизненная форма	Количество подвидов
Bienkoa fedtshenkoi (Zub.)	Травоядный хортобионт	3
Conophyma almásyi (Kuthy)		5
C. boldyrevi B.-Bien.		2
C. semenovi Zub.		2
C. pylnovi Uv.		3
C. plotnikovi Uv.		2
C. maracandicum Mistsh.		2
C. uvarovi Sem.		2
C. sokolovi Zub.		4
C. jacobsoni Uv.		4
C. dirshi B.-Bien.		2
C. miramae Uv.		2
C. mirabile Mistsh.		2
C. umnovi B.-Bien.		2
Gomphomastax clavata (Ostr.)	Тамнобионт	3
Chortippus cavilosus Mistsh.	Настоящий хортобионт	2
Ch. vicinus Mistsh.		5
Ch. plotnikovi Um.		2
Oedipoda fedtshenkoi Sauss.	Эремобионт	2
Brunnerella mirabilis Sauss.	"	2
Sphingonotus pamiricus Rme.		3
Sph. zebra Mistsh.		2
Melanotmethis fuscipennis (Redt.)	Петробионт	2
Asiotmethis heptapotamicus (Zub.)	"	5
Pezotmethis karatavicus (Uv.)		2
P. tartarus (Sauss.)		2
P. nigrescens (Pyln.)		5
Saxetania cultricollis (Sauss.)		3

представлен колючими ксерофитными подушками Onobrychis echidna Lipsky, Acantholimon alatavicum Bge, Astragalus sp. и др.

Ко второй группе видов, распадающихся на подвиды, относятся эндемики гор Средней Азии (табл. 15). Образование подвидовых форм у них связано с распадением ареала вида на определенные орографические отдельности, причем ареалы подвидов оказываются лежащими в пределах разных хребтов или даже в границах одного хребта (рис. 48, 49).

Случаи распадения вида на подвидовые формы в пределах одного горного хребта представляют особый интерес при выяснении закономерностей формообразовательного процесса, как это было показано на примере распространения в Каратау двух видов рода Pezotmethis Uv. — P. karatavicus (Uv.) и P. nigrescens (Pyln.). Распределение подвидов этих видов (рис. 48) отражает смену климатических условий и типов растительности в этом горном хребте. Равнины, примыкающие к Каратау с севера, представляют собою полукустарниковую пустыню, где преобладающим растением является полынь Artemisia karatavica Krasch. et Abol. Северо-

восточный подгорный район, тянущийся от Бийлюкольской впадины до оз. Кызылколь, характеризуется ландшафтом кустарниковой пустыни. Для этого ландшафта типичны маленькие кустарнички: Atraphaxis spinosa L., Prunus prostrata Labill., Caragana grandiflora D.C. и др. Иная картина наблюдается с южной стороны центральной части хребта (в окрестностях г. Туркестан), где ясно выражена эфемеровая пустыня с характерной для нее растительностью.

Вся северо-западная часть Каратау до перевала Баджи лежит целиком в пустынной зоне и характеризуется распространением в ней кустарниковой пустыни низкогорий. В центральной части хребта, от перевала Баджи до Турланского перевала, можно проследить постепенную смену типов растительности по вертикали — от эфемеровой пустыни в предгорьях, через полынно-типчаковую полупустыню, до типичной кустарниковой степи с преобладанием в травянистом ярусе типчака и ковылей. На плоскогорьях юго-восточной части хребта распространены евразиатские степи, отличающиеся от кустарниковых степей центральной его части значительно меньшим количеством кустарниковых растений. Специфичной является растительность Боролдайтау, в районе которого распространена пырейно-разнотравная сухая степь (Культиасов, 1938).

Такое характерное распределение типов растительности стоит в неразрывной связи с особенностями климатических факторов в разных частях хребта.

Районы распространения пустынных типов растительности отличаются малым количеством осадков, которые выпадают осенью, весной и зимой, а также крайне высокими температурами в летнее бездождное время года. Степные районы отличаются большим количеством выпадающих в году осадков и значительным понижением температуры в июле месяце (Правдин, 1978). Таким образом, каждый подвид у обоих видов обитает в характерных для него условиях среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительная величина, большое разнообразие физико-географических условий и, что особенно важно, геологическое прошлое Средней Азии создали сложные зоогеографические отношения с прилегающими к ней странами. Понять эти отношения можно скорее и правильнее в свете исторических изменений фауны и флоры как на территории самой Средней Азии, так и в смежных регионах.

К сожалению, палеоэнтомологические данные, свидетельствующие о прошлом состоянии фауны прямокрылых Средней Азии и происходивших в ней изменениях, крайне скудны и отрывочны. С изучаемой территории описано всего шесть местонахождений, где был собран массовый материал по прямокрылообразным насекомым (Шаров, 1968). Их географическое положение показано на рис. 50. Все они относятся к мезозойским отложениям.

1. Мадыген. Северная площадь, урочище Джайлоучо (Южная Фергана, северные отроги Туркестанского хребта) Ляйлякского района Ошской области Киргизской ССР. Возраст — нижний триас, мадыгенская свита.

2. Калача-Мазар. Окрестности г. Исфара Исфаринского района Таджикской ССР. Возраст — верхний триас, норайский ярус (?).

3. Шураб. Несколько точек в окрестностях г. Шураб Исфаринского района (Шурабский бассейн) Таджикской ССР. Возраст — нижняя юра, лейас.

4. Иссык-Куль. Отложения по южному берегу оз. Иссык-Куль Иссык-Кульского района Киргизской ССР.

5. Михайловка. Урочище Аулие близ дер. Михайловки Алгабасского района Чимкентской области Казахской ССР. Возраст — верхняя юра. Одна из точек, где выходят слои юрского ископаемого озера в хребте Каратау.

6. Кзыл-Жар. Обнажение у одноименного колодца в предгорьях хребта Каратау, в 70 км к северу от ст. Чиили Кзыл-Ординской области Казахской ССР. Возраст — верхний мел, сеноман.

Как видно из рис. 50, указанные точки располагаются по берегу верхнемелового бассейна, часть которого, как показано Б.А. Петрушевским (1955), заливала Туранскую низменность. Ценность такого материала очевидна, так как он позволяет судить о той предыстории, которая предшествовала освобождению Туранской низменности от покрывавшего ее моря.

О времени появления современных семейств и родов прямокрылых в различных участках земной поверхности мы можем судить по сводным данным, приводимым в статьях Ф.Э. Цейнера (Zeuner, 1935, 1939, 1941b, 1942a,b,c,1944)

Предыстория формирования фауны среднеазиатских прямокрылых уходит своими корнями в мезозойскую эру, когда еще существовал суперконтинент Гондвана. Под этим названием Э. Зюсс подразумевал

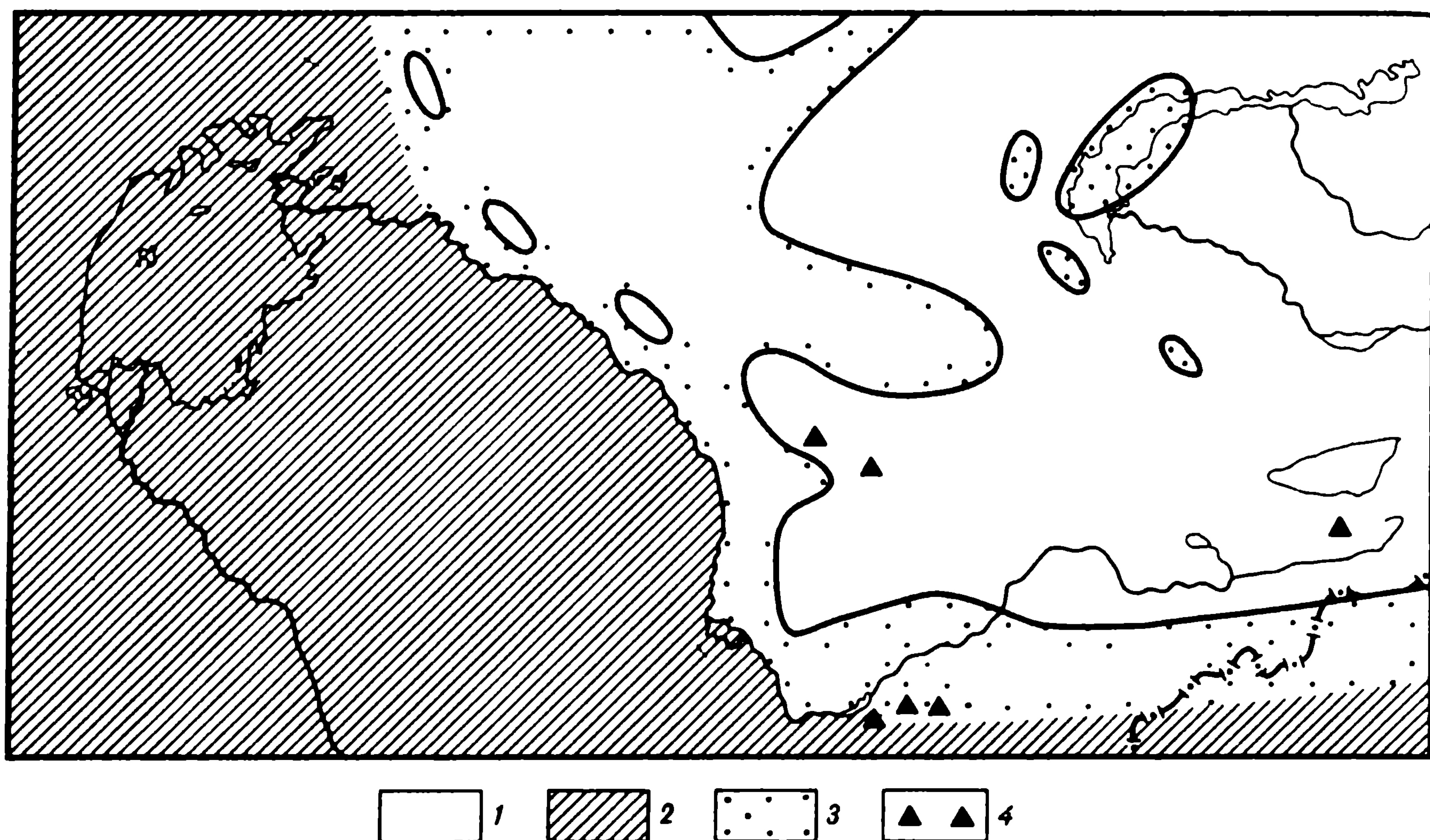


Рис. 50. Схема распространения верхнемеловых бассейнов на Урало-Сибирской платформе (по Петрушевскому, 1955, с изменениями)

1 — суша, 2 — морские бассейны, 3 — области развития лагун, то заливавшиеся морем, то превращавшиеся в зону накопления континентальных пород, 4 — мезозойские местонахождения прямокрылых (по Мартынову, 1938, и Шарову, 1968)

огромный материк южного полушария, существовавший в палеозое и объединявший в единое целое Южную Америку, Африку, о-в Мадагаскар, п-ов Индостан, Австралию и Антарктиду. Согласно гипотезе А. Вегенера, расщепление этого суперконтинента и расползание его частей по поверхности земного шара началось еще в юре (Wegener, 1922).

Как известно, выдвинутая этим автором гипотеза горизонтального перемещения материков, или мобилизма, не получила всеобщего признания. Начиная с 50-х — начала 60-х годов возник ряд концепций, представляющих собой по существу совершенно новое учение, получившее название "тектоники плит" или "новой глобальной тектоники" (Муратов, 1975). В соответствии с этим учением Д. Тарлинг (Tarling, 1972) представил обоснованную современными данными схему расположения крупных блоков, или пластин, входящих в мезозое в состав Гондваны, в начале ее распадения (рис. 51). В этой схеме интересно расположение о-ва Мадагаскар между Южной Африкой и п-ом Индостан и близость их всех к Австралийскому континенту. Предполагается, что связь между Южной Америкой, Антарктидой и Австралией существовала еще 43 миллиона лет тому назад (Jardine, Mc Kenzie, 1972).

Основываясь на палеонтологических данных, приводимых в трудах А.В. Мартынова (1937, 1938; Martynov, 1925) и А.Г Шарова (1968), можно восстановить общую картину состояния мезозойской фауны Orthoptera в Средней Азии. В триасе и юре на территории, показанной на рис. 50, были представлены следующие семейства ископаемых прямокрылых: Oedischiidae, Permelcanidae, Elcanidae, Vitimiidae, Bintoniellidae, Triassomanteidae, Tettavidae, Haglidae, Phasmomimidae, Gryllidae, Proparagryllacrididae, Locustavidae, Locustopseidae, Eumastacidae.

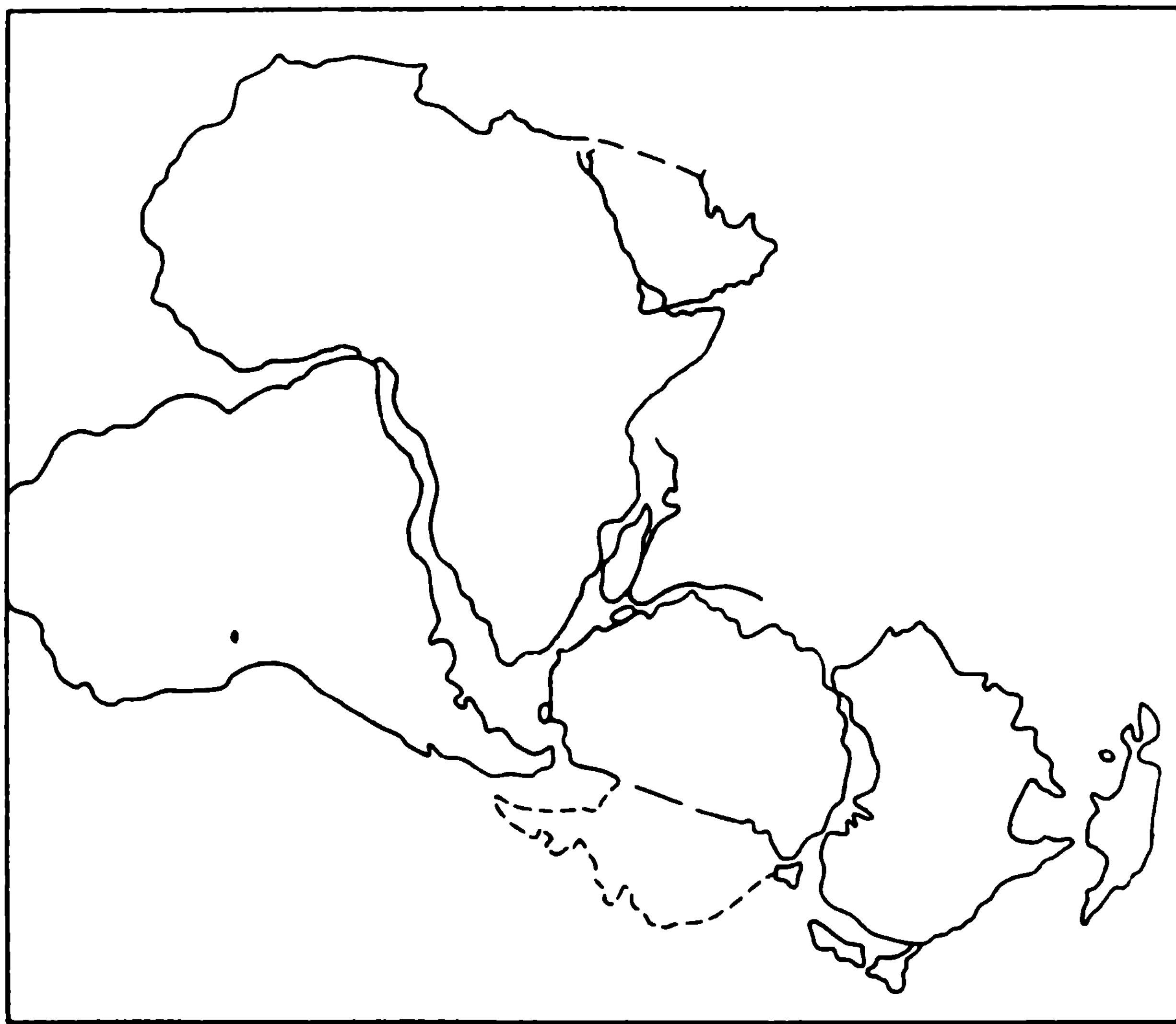


Рис. 51. Суперконтинент Гондвана (по Tarling, 1972)

Таким образом, мы наблюдаем здесь большое разнообразие семейств Orthoptera, эволюционное значение которых было далеко неравнозначным: одни из них вымирают еще в триасе, не оставляя потомства (Triassomanteidae, Proparagryllacrididae), другие, имея расцвет в юре, доходят до мелового периода (Elcanidae), третьи, наконец, живут и в настоящее время (Haglidae, Gryllidae, Eumastacidae).

Семейство Oedischiidae существовало уже в верхнем карбоне; в пермский период его представители были очень разнообразны, а в триасе оно являлось реликтовой вымирающей группой. В целом же Oedischiidae были центральной группой, из которой возникли почти все палеозойские семейства прямокрылых (Шаров, 1968).

Эдисхииды, так же, как и представители ряда других, происходящих от них, семейств юрских прямокрылых, были хищными насекомыми. В семействе Phasmomimidae, в связи с переходом к жизни на растениях, проявляется своеобразная сильно вытянутая форма тела, благодаря чему эти насекомые внешне похожи на палочников. Возникновение семейства Gryllidae было связано с переходом их предков к существованию под различного рода укрытиями или в норках (Шаров, 1968) Благодаря этому возникла особая жизненная форма — фиссуробионт. По мнению А.Г. Шарова, вероятными предками Gryllotalpidae были юрские Protogryllinae, а предками Oecanthidae — верхнемеловые сверчки типа Proecanthus Scharov.

Дошедшие до нашего времени представители семейства Haglidae описаны из Индии (1 вид), с северо-запада США (1 вид) и юго-запада Канады (1 вид)

Особый интерес представляет для нас семейство Eumastacidae, которое рассматривается как примитивная ветвь Caelifera. Наиболее ранняя находка ископаемых эумастацид была сделана из верхней юры в Каратау (Archaeomastax Scharov). До разлома Гондваны представители Eumastacidae широко распространились по всем будущим материкам этого супер-

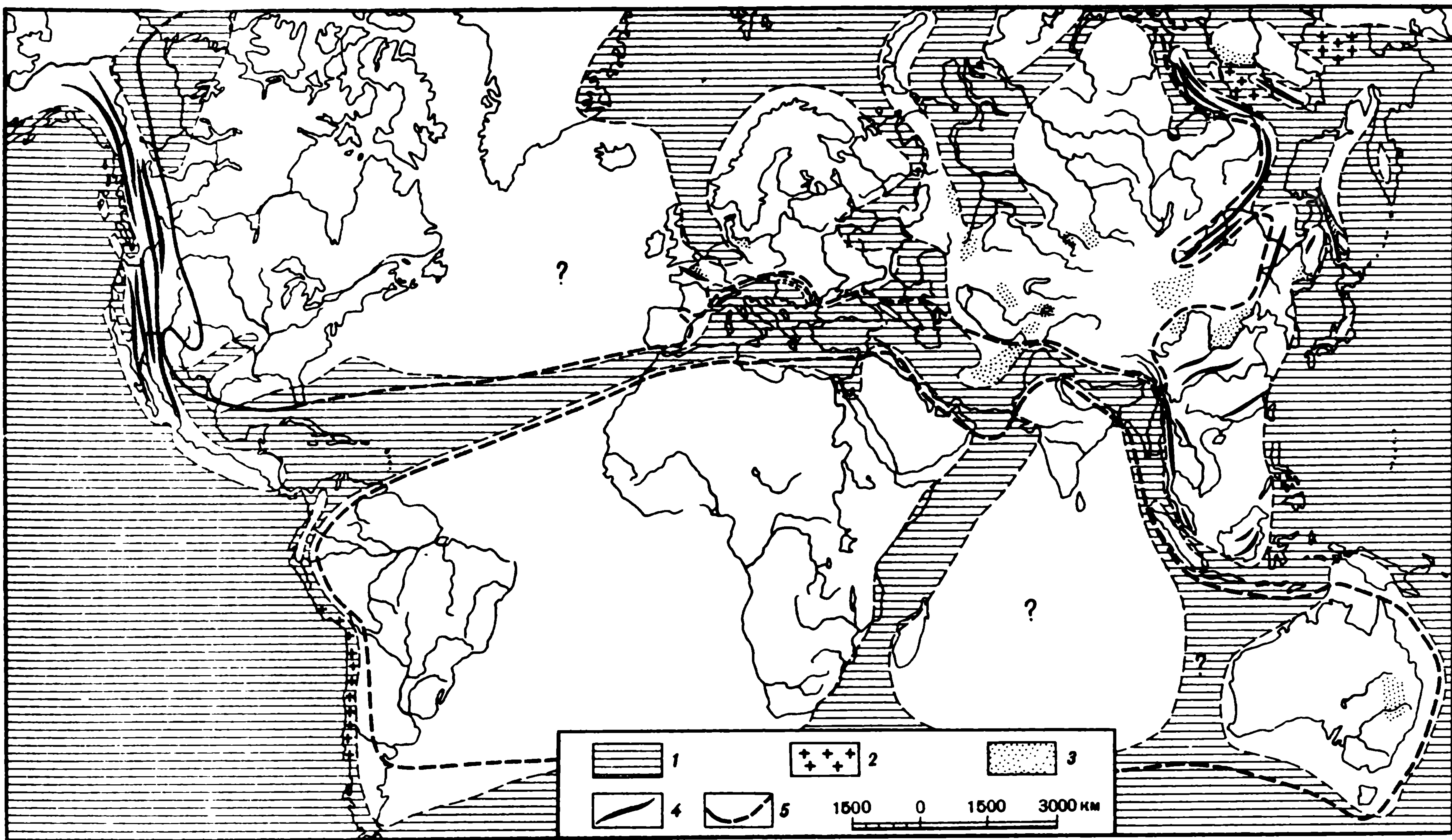


Рис. 52. Палеогеография нижнемеловой эпохи (по Страхову, 1954)
I — море, 2 — эффузия, 3 — континентальные отложения, 4 — горы

континента. Они могли существовать еще до появления покрытосемянных растений, питаясь за счет папоротников, как это имеет место и сейчас у некоторых австралийских родов подсемейства Morabinae. Интересен тот факт, что среднеазиатское подсемейство Gomphomastacinae по анатомическому строению близко стоит к австралийскому подсемейству (Blackith, 1973). Это обстоятельство следует сопоставить с указанием А.В. Мартынова (1937) о том, что в нижнелейасовой энтомофауне района Ферганы присутствовала примесь австралийских элементов. Все это свидетельствует о древних зоогеографических связях с юго-восточной частью Гондваны.

Не менее интересно нахождение в Каратау среди позднеюрских ортоптероидов Blattogryllus karatavicus Rasn. – формы, занимающей промежуточное положение между пермотриасовыми Protoblattodea и современными Grylloblattodea (Расницын, 1976). Последние, как известно, распространены вдоль берегов Тихого океана (Канада, США, Приморский край в СССР) и на Японских островах.

Меловой период в эволюции Orthoptera важен прежде всего потому, что сформировываются все современные семейства этого отряда. Кроме того, происходит становление атлантического элемента, представленного в фауне Средней Азии 11 родами и 53 видами и подвидами (табл. 8). Отделение западной части Гондваны (Южная Америка) от восточной послужило предпосылкой к дифференциации викарирующих родов: Allonemobius Hebard – Pteronemobius Jak.; Neotridactylus Gunther – Tridactylus Oliv.

В начале мелового периода каких-либо существенных изменении в общем ходе геологического развития Гондваны, по сравнению с верхним палеозоем и нижним мезозоем, не происходит.

В течение нижнемеловой эпохи Гондвана представляла в основном материковую площадь, отделенную морем от континентов северного полушария (рис. 52). Появление морских отложений по восточному побережью Южной Америки и западному побережью Африки, указывает, по-видимому, на возникновение в верхнемеловую эпоху обширного морского бассейна в южной части современного Атлантического океана (Страхов, 1938, 1945, 1954; Леонов, 1956).

К началу мелового периода на территории Евразии была ясно выражена фитогеографическая зональность. Здесь на севере и северо-востоке располагалась сибирская зона, в которой преобладали гинкговые и хвойные; под верхним ярусом лесов располагался нижний ярус, состоящий из папоротников и хвощей. На юго-юго-западе выделялась Индо-Европейская зона, где господствовали цикадофиты, араукариевые и папоротники. В юрском периоде обе эти зоны характеризовались влажными климатами: умеренно теплым и жарким. В конце верхнеюрской эпохи внутри Ангарского материка возникает засушливая зона, хорошо выраженная уже в нижнемеловое время (рис. 53). В конце нижнего мела флора голосемянных перестает доминировать, уступая свое место покрытосемянным (Марков, 1960)

С конца мелового периода в Евразии формируются две основные области – полтавские вечнозеленые тропические леса и тургайские листопадные леса. Древнейшими представителями тургайской (ангарской) флоры являются секвойа, болотный кипарис и гинкго. С олигоцена к ним присоединяются деревья с опадающей листвой – бук, граб, береза, тополь, грецкий орех и др. (Криштофович, 1930, 1957, 1958) Территория Средней Азии в палеогене целиком лежала в Полтавской области (рис. 54)

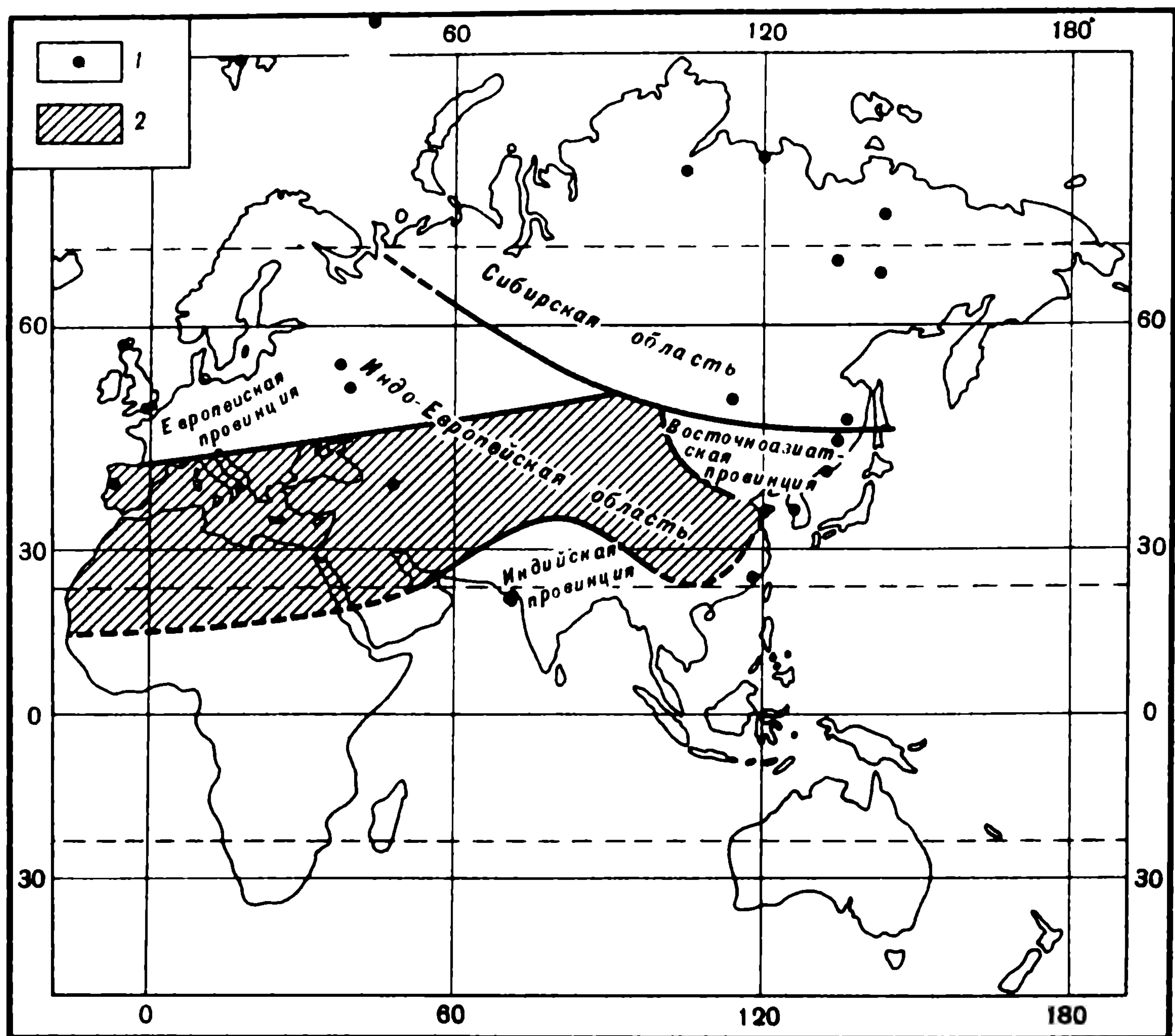


Рис. 53. Ботанико-географические области (зоны) нижнемеловой эпохи (по Маркову, 1960)

1 – важнейшие местонахождения нижнемеловых (неокомаптских) флор, 2 – область засушливого климата в неокоме

Для понимания формирования современного состава фауны прямокрылых большое значение имеет третичный период, с которым современная эпоха находится в тесной преемственной связи. Этот период в истории Средней Азии освещается рядом палеоботанических находок, обнаруженных в ее северной и южной частях. Так, третичные остатки растений обнаружены в Центральном Казахстане, в Северном Приаралье, в песках Большие и Малые барсуки, в Северной Киргизии (Abich, 1859; Палибин, 1904; 1907, 1935; Криштофович, Палибин, 1915; Криштофович, 1930; Коровин, 1934а; Вульф, 1944), а на юге Туркмении (Бадхыз) – в районе оз. Ер-ойлан-дуз (Криштофович, 1930; Коровин, 1932; 1934а; Вульф, 1944). Обобщение этих материалов дано в работах В.И. Баранова (1959), Е.П. Коровина (1961) и Р.В. Камелина (1973)

Северные растительные остатки геологи относят к олигоцену, а с озера Ер-ойлан-дуз – к переходной эпохе эоцен-олигоцен. Поэтому, растительность, восстанавливаемая по этим остаткам, более или менее сравнима и позволяет судить об одновременном ее состоянии в различных частях Средней Азии.

Из этих палеоботанических данных легко представить себе, что растительность, покрывавшая южную часть Средней Азии в третичный период, имела ксерофильный характер и развивалась в условиях засушливого климата, так как она состояла из представителей родов: Rhus L., Myrtus L., Maytenus Molina, Palibinia Eug.Kor. Третичные растительные остатки

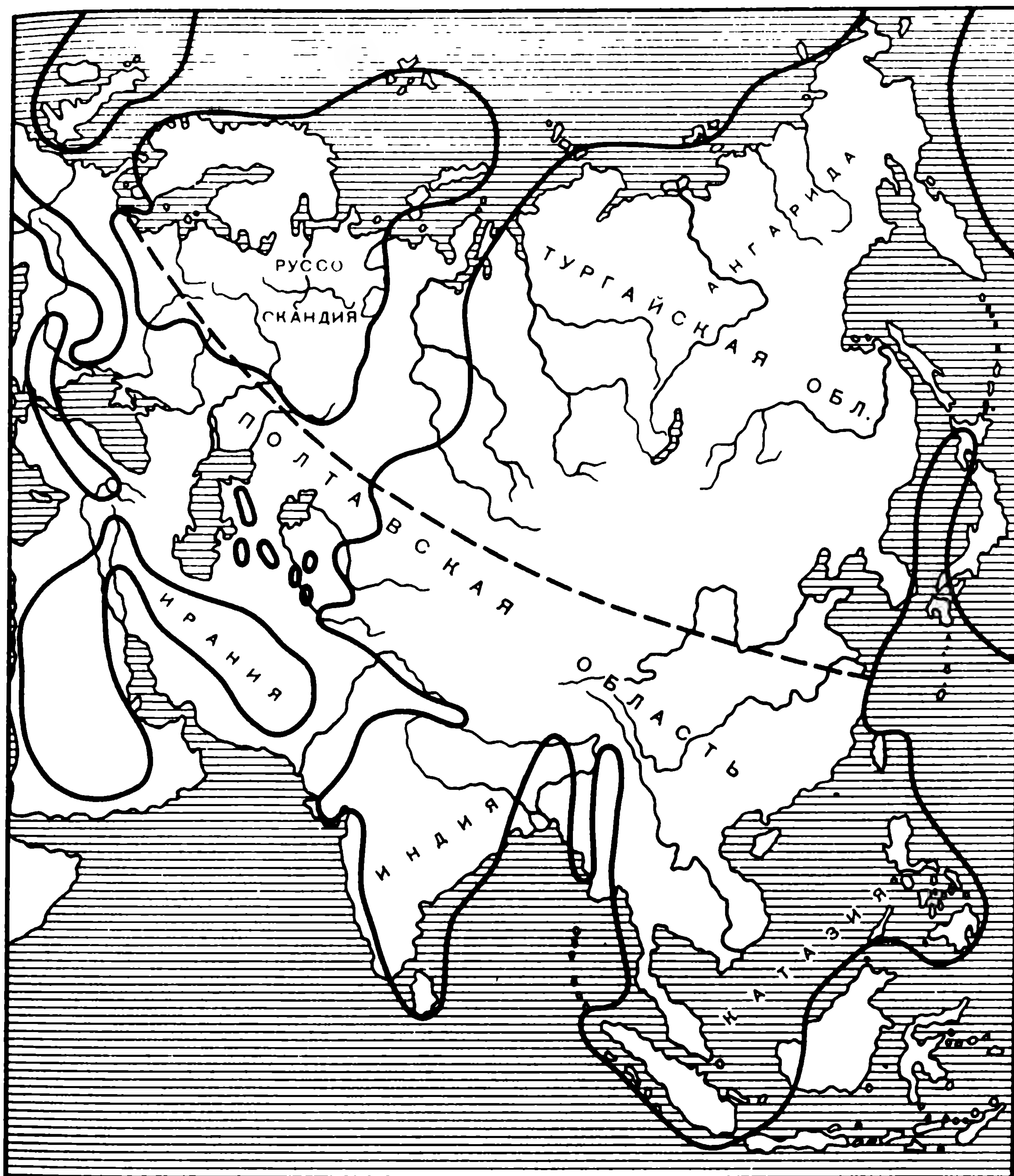


Рис. 54. Контуры суши и ботанико-географические области (зоны) Евразии в палеогене (по Криштофовичу, 1957)

из северных широт Средней Азии указывают на иной состав и говорят о том, что это были типичные смешанно-лиственные леса аркто-третичного типа, подобные лесам Восточной Азии. Присутствие среди этих остатков видов таких родов, как Liquidambor L., Juglans L., Fagus L., Caprinus L. и других является показателем относительно теплого и достаточно влажного климата.

В эоцене и, по крайней мере, на протяжении большей части олигоцена значительная часть Средней Азии была занята древним, сохранившимся еще с мезозоя, морем Тетис (Неймайр, 1902; Наливкин, 1928; Борисяк, 1931; Марков, 1960). Море покрывало тогда всю низменную часть Средней Азии, а также некоторые области, занятые ныне горами Памиро-Алая.

Северной границей Тетиса в это время являлся материк Киргизия, восточной — древние кряжи Тянь-Шаня, а на юге он достигал южных ши-

рот Туркмении. Олигоценовая же суша занимала в Средней Азии область, занятую ныне Чу-Илийскими горами, сопочной страной Казахского нагорья, изолированными высотами внутри Кызылкума, хребтом Каратау (южный Казахстан), горной системой Тянь-Шаня, Туркестанским и Гиссарским хребтами.

Орогенезом, создавшим основные структуры Тянь-Шаня, явился герцинский орогенез. К началу мезозоя вся территория Тянь-Шаня была обширной горной страной. Очевидно уже тогда обозначились направления хребтов и впадин, близких к их современному положению. В последующем сформировавшиеся горы подверглись длительной денудации и к середине третичного времени (олигоцен-миоцен) горная область Тянь-Шаня была сильно пенепленизирована и превращена в невысокую холмистую страну. При этом, вероятно, Туркестанский и Гиссарский хребты были к началу олигоцена почти полностью разрушены под воздействием континентальных факторов и представляли собой мелкосопочники, а местами даже и равнину (Попов В.И., 1938; Чупахин, 1964). Памир к концу мела представлял собой пенеплен, а в эоцене испытал поднятие, причем сначала поднялся Южный Памир, потом — его северная окраина. На Западе от него существовала предгорная впадина, покрытая постепенно отсупающим морем (Агаханянц, 1965).

Таким образом, в олигоцене распределение моря и суши были благоприятными для расселения только фауны северного типа. Она, по-видимому, не встречала особых препятствий при своем распределении по олигоценовой суше и заселила ее всю на восток до современного Тянь-Шаня и на юг до Гиссарского хребта. Подтверждением этого может служить наличие в Средней Азии несомненных реликтов мезофильной фауны в лице представителей родов Ectobius Steph. и Phyllodromica Fieb. (отряд Blattoptera), большинство которых тесно связано с широколиственной древесно-кустарниковой растительностью Западного Памиро-Алая, представляющую собой, согласно данным Н.Ф. Гончарова и П.Н. Овчинникова (1935, 1936), остаток древней мезофильной аркто-третичной флоры.

Южная фауна в олигоцене была отрезана от среднеазиатской суши водами Тетиса и тем самым не смогла проникнуть на ее территорию. Южный берег Тетиса являлся северной границей распространения фауны Гондваны, состав которой был достаточно сложен по происхождению в результате переплетения трех палеогеографических элементов — атлантического (табл. 8), палеотропического (табл. 9) и эфиопского (табл. 5). Основу атлантического элемента составляли ксерофильные формы эремобионтов. По-видимому, еще до разлома Гондваны создались предпосылки для возникновения петрофильных экофаун. Как известно, основными петробионтами являются памфагиды. По мнению Б.П. Уварова, это семейство имеет атлантическое происхождение (Uvarov, 1937) Палеотропический гигрофильный элемент, основу которого составляли фиссуробионты, роющие геобионты, герпетобионты и осоково-злаковые хортобионты формировали, совместно с эфиопским элементом, литоральную экофауну южного берега Тетиса. Эфиопский элемент был производным двух африканских фаун — тропической саванной и тропической лесной. Среди родов эфиопского происхождения были и более древние, сформировавшиеся еще до отделения о-ва Мадагаскар от Африки и дошедшие на востоке до Австралии (Acrida L., Aiolopus Fieb.), и менее древние, возникшие уже после отделения о-ва Мадагаскар (Chrotogonus, Anacridium Uv. Truxalis Fabr.).

Развитие и формирование фауны Средней Азии после олигоцена, несомненно, связано с общими изменениями физико-географических условий и происходило на почве двух типов: северного, главным образом, мезофильного и южного, преимущественно, ксерофильного, но также и гигрофильного.

По-видимому, первоначальной колыбелью северного типа является древнейшая азиатская суша (Черский, 1886; Берг, 1913; Arldt, 1919; Обручев С.В., 1938; Архангельский, 1941), расположенная в нынешней Восточной Азии (рис. 39) и названная Э. Зюссом (Suess, 1901, 1909) Ангарским материком, где давно усматривался центр зарождения фауны и флоры умеренных широт северного полушария (Poppius, 1910; Diels, 1918; Мартынов, 1922, 1924; Kusnezov N.J., 1925, 1935; Сушкин, 1925; Попов М.Г., 1927; Уваров, 1927; Kolbe, 1928; Uvarov, 1928c, 1929; Кузнецов Н.Я., 1929, 1938; Тугаринов, 1929, 1934; Криштофович, 1930, 1958; Skorikov, 1931, Kozhantshikov, 1934; Бей-Биенко, 1936в и многие другие). Ангарскую флору М.Т. Попов (1927) образно называл флорой Гинкго. Что касается южного типа, то он представлял собой сочетание зоогеографических элементов Гондваны.

Образование в миоцене (или в верхнем олигоцене) в восточной части Древнего Средиземноморья, вследствие регрессии моря Тетис, суши и ее соединение с Индией, а также установление непосредственной связи между Европейско-Азиатским и Африканским материками способствовало контактированию изолированно развивавшихся ранее фаун и флор (Мензбир, 1914, 1934; Попов М.Г., 1927, 1958; Вульф, 1932, 1934; Зоогеография палеогена Азии, 1974). На эту эпоху необходимо смотреть как на время, когда гондванская фауна смогла проникнуть на освобождающуюся от моря территорию Средней Азии.

Наличие большого числа родов ксерофильных саранчовых, общих для Африки и Евразии, заставляет предполагать, что условия для миграций здесь были благоприятными именно для ксерофильных элементов. Причина, по-видимому, заключается в том, что после исчезновения древнего моря Тетис, уже с конца третичного периода на его месте начали образовываться песчаные пустыни. Кроме того, и в начале неогена климатические условия Северной Африки, несомненно, были более благоприятными для миграций ксерофилов, чем мезофилов, о чем говорят приведенные выше факты присутствия большого количества ксерофильных форм атлантического, эфиопского и собственно средиземноморского элементов в фауне прямокрылых Средней Азии.

В то же время литоральная фауна, занимавшая прибрежную полосу по берегу Тетис, продолжала развиваться и сохраняться на западе в области нынешнего Средиземья; в западной же части, высыхающей, она была принуждена отступать вслед за морем или уходить в речные долины, которые стали формироваться за наступающим поднятием гор. Таким образом, литоральная фауна, которая сама была синтетической по происхождению, послужила источником для формирования среднеазиатской специфичной тугайной экофауны.

По мнению М.М. Ильина (1937, 1946, 1947, 1958), морская литораль играла исключительную роль в становлении пустынных флор в Древнем Средиземье. Пески и солончаки морской литорали могли служить удобной трассой для миграции ряда галофитных и псаммофитных видов пустынных растений, а также являться отбирающей средой в процессе адаптации умеренно ксерофитных или даже мезофитных типов растительности (Лавренко, 1938, 1962). Следует также иметь в виду, что

в местах, контактирующих с поднимающимися и разрушающимися в результате денудации горами, в равнины сносились и накапливались продукты выветривания в виде камня и щебня.

Таким образом, уже с самого начала заселения освобождающихся от моря участков суши (плато Бетпак-Дала, Устюрт, Кызылкум) возникли три варианта пустынь: солончаковая, песчаная и каменистая пустыни. В каждой из них присутствовали исходные палеогеографические элементы, но в разных сочетаниях. Отсюда предпосылки к формированию ядер соответствующих экофаун. Большая оригинальность этих экофаун, о чем свидетельствует наличие в них сильно специализированных родов, таких как Ammoxenulus B.-Bien., Cophaphonus Tarb., Strumiger Zub., Bufonacridella Ad., Trinchus F.-W. и Diexis Zub., говорит о древности ядер данных экофаун. Характерно, что в процессе эволюции одни из этих родов адаптировались только к условиям одного типа пустынь, а другие в процессе дивергенции оккупировали разные среды. Так, виды родов Ammoxenulus B.-Bien. (рис. 19), Strumiger Zub. и Bufonacridella Ad. (рис.21) — типичные обитатели песчаной пустыни. В то же время, род Thrinchus F.-W. представлен двумя различными по экологии группами видов: одни из них обитают на каменистом субстрате, другие — на песке. Древнее происхождение Среднеазиатской песчаной экофауны подчеркивается еще тем, что роды Bufonacridella Ad. и Diexis Zub. сформировали особую трибу Diexini в пределах Catantopinae (Мищенко, 1952а).

Значение песчаной экофауны продолжает нарастать, так как дальнейшее развитие поверхности Средней Азии протекает под сильным влиянием субаэральных процессов. Ясные следы деятельности дефляции к началу четвертичного периода имеют место во многих частях песчаной пустыни (Обручев В.А., 1890; Неуструев, 1910; Кассин, 1913; Пригоровский, 1915, 1935; Нацкий, 1926; Герасимов, 1928, 1930, 1937; Дубянский, 1928; Скворцов, 1929; Кунин, 1930, 1955; Федорович, 1930, 1934; Герасимов и Чихачев, 1931; Гаель, 1932, 1934; Герасимов и Лобова, 1932; Макеев, 1932; Геллер, 1930, 1934; Петрушевский, 1935; Мурзаев, 1936; Герасимов и Марков, 1939; Попов М.Г., 1940; Марков, 1960).

Расширение состава пустынных экофаун в Средней Азии в неогене направлялось закономерными изменениями климатических условий. Согласно К.К. Маркову (1960), в первой половине миоцена климат здесь был умеренно-влажным (рис. 55), а в плиоцене он становится континентально-аридным.

В начале плиоцена еще существовало Понтическое озеро-море, в состав которого входили Черное и Азовское моря, а также часть Каспийского (рис. 16). В это время формировались понто-каспийские роды, такие как Paradrymadusa Herm., один из видов которого, P. bucharica Pravd., в виде реликта сохранился в Кызылкуме. Здесь проходила восточная граница отступавшего с территории Средней Азии моря Тетис.

Изменения физико-географических условий, после миоцена, повлекли за собой преобразование первичных ксерофильных олигоценовых элементов фауны и флоры и способствовали возникновению вторичных ксерофилов. Эти преобразования захватили фауну раньше и глубже на севере Африки и в Передней Азии, что послужило толчком к формированию новых ксерофильных зоогеографических элементов — средиземноморского и переднеазиатского, которые несомненно представляют собой производное гондванской фауны.

В силу того, что новые ксерофильные элементы до сих пор связаны с сухими частями Северной Африки и Передней Азии, центры их массо-

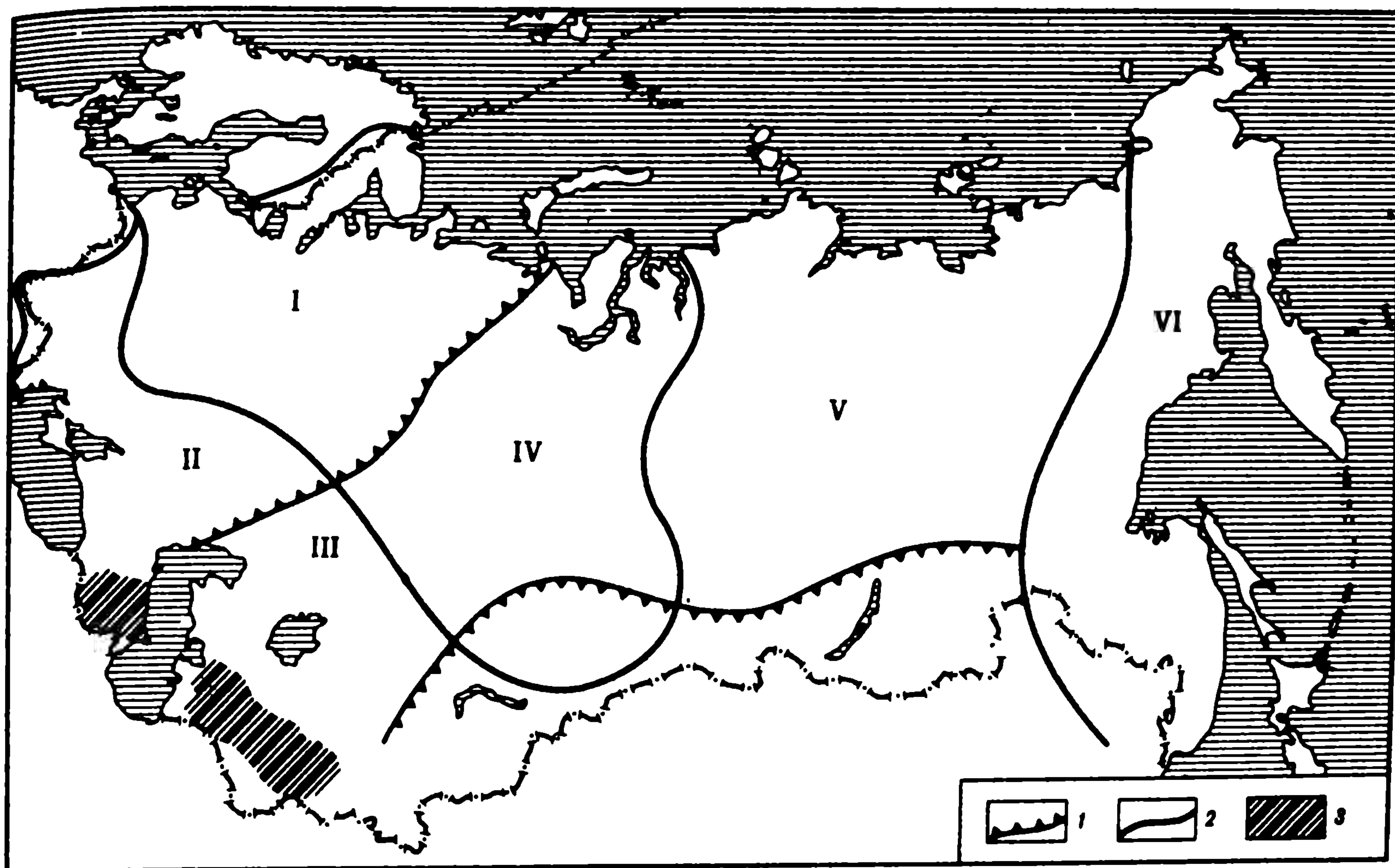
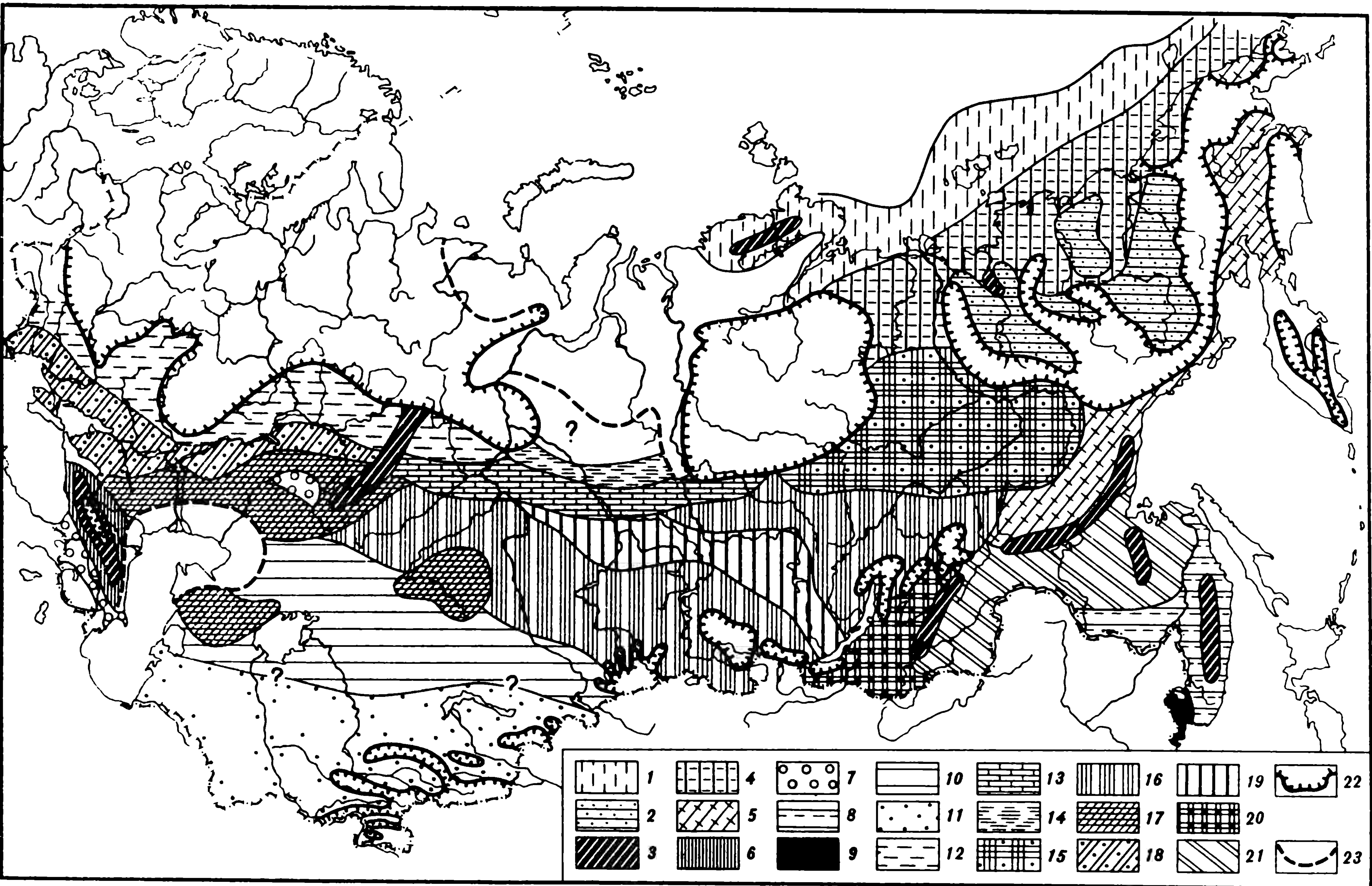


Рис. 55. Схема климатов первой половины миоцена (по Маркову, 1960) (к — континентальность)

I — теплый климат лесов (к = 20–30%), II — влажный субтропический климат (к = 20–30%), III — умеренно влажный климат (к = 45–50%), IV — умеренно теплый лесостепной климат (к = 50–60%), V — климат смешанных лесов (к = 55–60%), VI — формирование муссонного климата; 1 — границы климатических зон, 2 — внутризональные области, 3 — море

вого возникновения лежат за пределами Средней Азии, в которую заходят представители только отдельных родов (табл. 6 и 7), связанных с этими первичными центрами. Примером этого могут служить средиземноморские псаммофильные роды Leptopternis Sauss. и Hyalorrhipis Sauss., являющиеся производными атлантического рода Sphingonotus Fieb. (рис. 41). В средиземноморском элементе наиболее активными оказались факультативные хортобионты из родов Platycleis Fieb., Calliptamus Serv., Duroniella I. Bol., Dociostaurus Fieb., Notostaurus B.-Bien., которые, распространяясь на север и восток, оккупировали в конечном счете всю область Древнего Средиземья. Из них особый интерес представляют роды Calliptamus Serv., Dociostaurus Fieb. и Notostaurus B.-Bien., представители которых, распространяясь в подгорной долине Средней Азии от предгорий Парапамиза и Бадхыза до Каратау и Таласского Алатау, положили начало формированию ядра экофауны эфемеровой пустыни.

Итак, мы рассмотрели процесс формирования фауны Туранской низменности и вероятное становление ее экофаун в третичном периоде на территории, освобождающейся после отступания моря Тетис. Переходя теперь к территории, занятой в настоящее время горными системами Средней Азии, прежде всего следует обратить внимание на то что ее фауна еще более древняя, чем фауна обрамляемых ею равнин. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что в мезозое здесь была суша, служившая берегом верхнемелового моря (рис. 50). К началу третичного времени Памир был выражен пенепленом и рельеф Тянь-Шаня сохранил относительную выравненность, в результате чего фауна могла быть достаточно однородной.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
?

С началом альпийского орогенического цикла (верхний палеоген — начало неогена) Тянь-Шаню были свойственны особо крупные и интенсивные тектонические движения. Они вызвали значительные поднятия и опускания отдельных элементов земной коры и сформировали сложную складчатость на всех более или менее "пластичных" ее элементах и грандиозную мозаику разнообразных разломов в "жестких" элементах Тянь-Шаня (Кунин, 1955). В прогибающихся впадинах (Иссыккульской, Нарынской и др.) отлагалась мощная толща обломочных пород. Поднимающиеся горные хребты, подвергаясь дальнейшему тектоническому преобразованию, испытывали разнообразные разломы с образованием блоков, разделенных продольными и диагональными сбросами. Нарастающее поднятие горных сооружений вызвало заметное похолодание в Тянь-Шане и на Памире, что, в конечном счете привело к оледенению (Ранцман, 1955; Агаханянц, 1965).

Согласно Р.В. Камелину (1973), флора горной Средней Азии "как определенное ботанико-географическое целое, как определенная совокупность видов, существующих и поныне, сформировалась в неогене (миоцен) в связи с интенсивным орогенезом". В ее составе объединились элементы пойменного субтропико-тропического леса палеогенового возраста, "прашибляка" и "чернолесья", сформировавшихся, по-видимому, на рубеже олигоцена и миоцена, а также различных вторичных "автохтонных" флороценотипов. В связи с усиливающейся ксеротермностью горной Средней Азии происходила деградация комплекса прашибляка, которая претерпела две стадии: "дубовую" (палеоген-неоген) и фисташковую (неоген-современность). Автохтонные флороценотипы, вероятно, были прежде всего представлены вариантами кустарниковых (шибляк, кустарниковая степь) и травянистых группировок, что вело к образованию в предгорьях Средней и Центральной Азии редколесных пространств и возможно, своеобразных саванновидных группировок (Камелин, 1973).

В начале альпийского орогенеза формирующаяся фауна гор Средней Азии сразу же подверглась дифференциации с образованием двух экофаун: горной каменистой пустыни и горных полусаванн (табл. 13). Первая из них формировалась на каменисто-щебнистых склонах, параллельно с образованием формации нагорных ксерофитов. Этот процесс



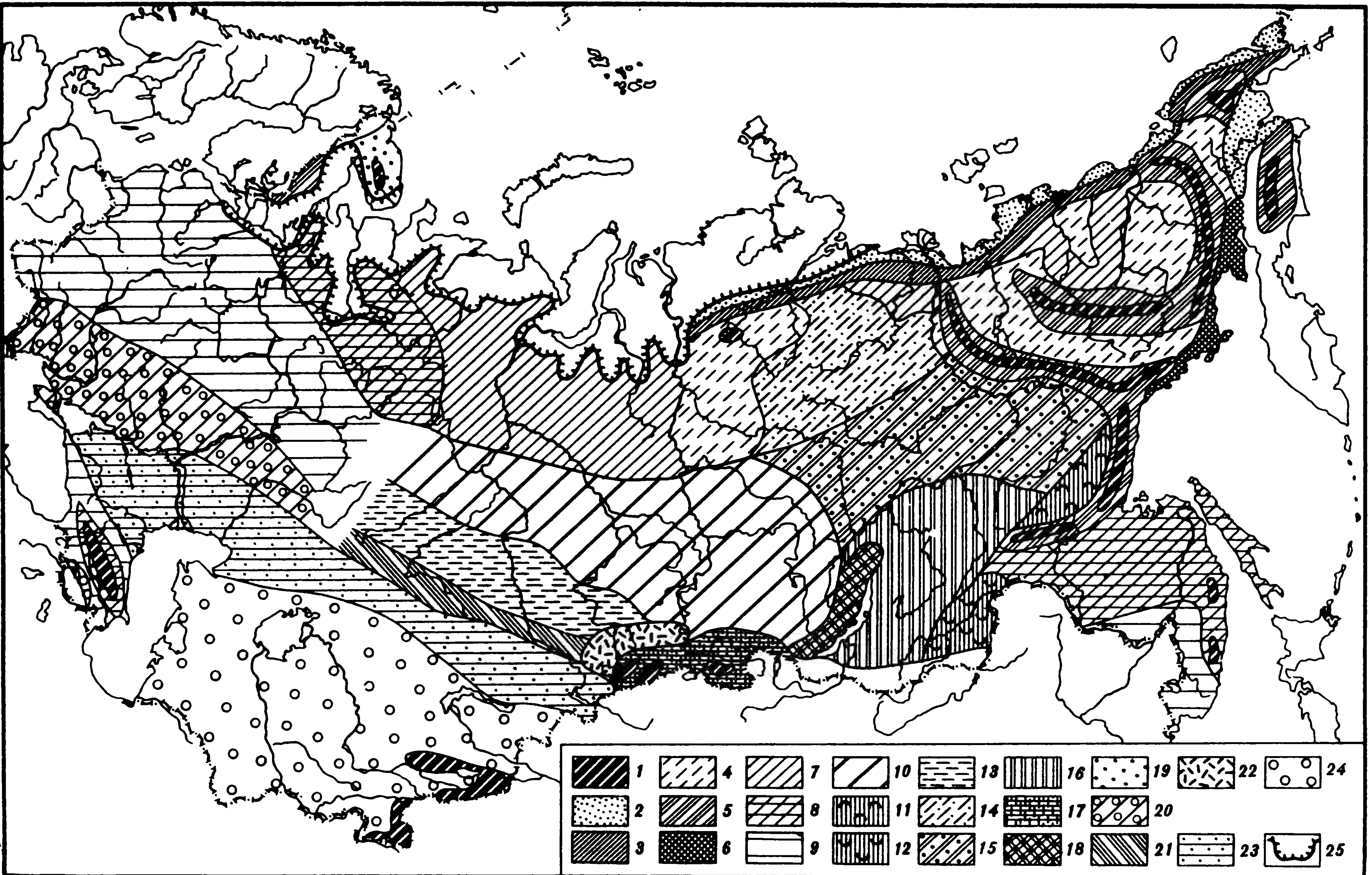
Рис. 56. Схематическая карта растительности на территории СССР в эпоху максимального оледенения (по Маркову и др., 1965)

Тундры, лесотундры, аркто-альпийская растительность: 1 — тундроподобные группировки равнин; 2 — тундроподобные группировки высоких плато; 3 — горнотундровая и альпийская растительность; 4 — лесотундры

Леса: 5 — лиственничные леса с кедровым стлаником; 6 — темнохвойны хвойные леса; 7 — обедненные широколиственные леса

Лесостепи, степи, пустыни: 8 — лиственнично-березовые лесостепи; 9 — л с элементами широколиственных пород, 10 — степи, 11 — пустыни

Перигляциальная растительность: 12 — тундро-степи, 13 — перигляциальные лесотундры, 14 — заболоченные пространства, 15 — перигляциальные лесостепи с участием лиственницы, 16 — перигляциальные лесостепи с участием светлохвойных и мелколиственных пород, 17 — перигляциальные лесостепи с участием темнохвойных пород, 18 — перигляциальные степи, 19 — березовые редколесья с тундровыми элементами, 20 — светлохвойные и березовые леса с участием степей, 21 — березовые и лиственные леса с кустарниковыми видами берез и кедровым стлаником, 22 — граница ледников покровного и горно-долинного типа, 23 — граница морских трансгрессий



1
4
7
10
13
16
19
22
24
2
5
8
11
14
17
20
3
6
9
12
15
18
21
23
25

был общим с процессом становления аналогичной экофауны в горах Передней Азии; отсюда существенная роль переднеазиатского элемента в составе современной экофауны горной каменистой пустыни в Средней Азии.

Экофауна горных полусаванн, по-видимому, возникла еще в условиях прашибляка, когда древесная растительность начала сменяться кустарниковой и крупной травянистой растительностью. В ее ядре присутствует очень древний дендрофильный элемент в виде эндемичного среднеазиатского подсемейства Gomphomastacinae, становление которого было связано с переходом с древесной растительности к обитанию на кустарниках и кустарничках. Другое направление в комплектовании ядра в экофауне было связано с обитанием на высоких травах (Prangos Landl., Ferula L.). Ведущую роль в этом направлении играл род Conophyma Zub.

Окончательное оформление современных экологических фаун прямокрылых в Средней Азии завершилось в четвертичном периоде. По образному выражению К.К. Маркова (1955, с. 338), "четвертичный период — антропоген — является временем всеобщих больших изменений природы. Эти изменения произошли за короткие геологические сроки, но подготовлены они были длительными изменениями природной обстановки, начало которых относится к олигоцену, а возможно и к мелу".

Влияние событий, происходивших в четвертичном периоде, на фауну среднеазиатских прямокрылых в целом, как на горный, так и на равнинный ее комплексы, имело двойное значение. Прежде всего непосредственное влияние оледенения, имевшего место в Тянь-Шане и Памиро-Алае. Кроме того, большое влияние оказали общие климатические изменения в ледниковые и межледниковые эпохи во всей Палеарктике.

Авторы, интересовавшиеся ходом оледенения в Средней Азии, констатируют, что оно имело место только в горах; в предгорных пустынях оледенения не было (Воейков, 1895; Machatschek, 1912; Грюше, Ершов и др., 1915; Schulz, 1916; Кузнецов Н.Н., 1923а; 1926а,б; Грюше, 1928; Бурачек, 1934; Клунников, 1934; Рейнгард, 1934; Марков, 1935, 1936, 1937, 1960; Корженевский, 1936; Шульц, 1936; Калесник, 1937; Герасимов и Марков, 1939; Попов М.Г., 1940; Макеев, 1944; Марков, Лазуков и Николаев, 1965; Пидопличко и Макеев, 1925, 1959).



Рис. 57. Схематическая карта растительности на территории СССР в эпоху мгинского межледниковья днепровско-валдайской межледниковой эпохи (по Маркову, и др., 1965)

Тундры, лесотундры, альпийская растительность: 1 — горные тундры и альпийская растительность, 2 — тундры равнин, 3 — лесотундры

Леса: 4 — лиственничные и смешанные леса (равнин и плато), 5 — лиственничные и смешанные леса (горные), 6 — темнохвойные и светлохвойные леса, 7 — темнохвойные леса, 8 — хвойно-широколиственные леса, 9 — широколиственные леса, 10 — сосново-кедровые леса с примесью ели и широколиственных пород, 11 — лиственнично-березовые леса с примесью темнохвойных и широколиственных пород; 12 — смешанные хвойные леса с незначительной примесью широколиственных пород, 13 — мелколиственные леса с примесью широколиственных пород, 14 — лиственничные и смешанные леса, 15 — хвойные и мелколиственные леса с остепненными участками, 16 — светлохвойные и мелколиственные леса с участками степей, 17 — кедровые и еловые леса с участием степей, 18 — кедрово-сосновые и березовые леса, 19 — елово-сосновные и березовые леса

Лесостепи, степи, пустыни: 20 — лесостепи с участием широколиственных пород, 21 — лесостепи с участием мелколиственных пород, 22 — лесостепи с участием темнохвойных пород, 23 — степи, 24 — пустыни, 25 — граница морской трансгрессии

Оледенение в горах играло различную роль в дальнейшем формировании горных экофаун. Во-первых, с возникновением нивального пояса усложнилась вертикальная поясность в распределении растений и животных. На базе экофауны горных полусаванн начала формироваться экофауна высокогорных лугов. Как было показано выше, между этими двумя экофаунами и до сих пор сохраняется наибольший индекс общности (табл. 11). Во-вторых, вертикальные колебания границ ледников изменили конфигурацию ареалов отдельных видов. В-третьих, создавались предпосылки для проникновения в горы более холодостойких элементов с территорий, лежащих к северу от Туранской низменности.

В рассматриваемое время, по-видимому, существовала практически непрерывная связь хребтов Тянь-Шаня и Памиро-Алая с близкими горными цепями, расположенными вне Средней Азии в пределах современных ареалов родов Conophyma Zub. и Paraconophyma Uv. (рис. 35) С уменьшением площади ледников происходили разрывы между высокогорными областями, а в связи с этим значительно затруднился взаимообмен между горными хребтами. Это привело к изоляции отдельных хребтов или их частей и послужило стимулом к возникновению своих фаунистических районов, богатых локальными формами и характерных своим пришлым элементом. По всей вероятности, разрыв высокогорных районов Средней Азии произошел раньше между системами гор Тянь-Шаня и Памиро-Алая, чем внутри этих систем. Следы этого разрыва запечатлены в составе фаун высокогорий Памиро-Алая и Тянь-Шаня, которые, отличаясь эндемичными видами, содержат единично и общие для них виды. Это доказывает существование ранее взаимообмена между этими горными системами.

Площади, занятые в настоящее время эндемичными видами в горах Средней Азии, очень различны. С этой точки зрения, согласно Ф.Н. Правдину (1963, 1964б), можно выделить три группы ареалов. К первой группе относятся ареалы, охватывающие своими границами несколько хребтов, относящихся к единой системе; вторая группа включает ареалы, лежащие в пределах одного горного хребта, а ареалы третьей группы еще более узки и занимают только часть какого-нибудь хребта. В современных условиях происходит дальнейшая дифференциация и этих локализованных видов (рис. 48; 49).

Влияние местного оледенения в горах на подгорные равнины выразилось в образовании больших аллювиальных глинистых и песчаных толщ за счет аллювия, снесенного с гор крайне мощными в то время среднеазиатскими реками, на местах их огромных разливов (Мушкетов, 1886; Каульбарс, 1887; Обручев, В.А., 1890; Неуструев, 1910а; Горностаев, 1929; Личков, 1930; Федорович, 1930; Герасимов, 1931, 1937; Кунин, Петров, 1932; Архангельский, 1934; Геллер, 1934; Герасимов, Марков, 1939; Попов М.Г., 1940; Кунин, 1955) Частично эти аллювиальные отложения были развеяны и образовали песчаные пустыни, а частично остались неразвеянными в виде такырных площадей. Так, например, в начале четвертичного периода полоса такыров в подгорной равнине Западного Копетдага занимала примерно серединную часть современной равнины (Лавров, 1958) Эти факторы приводили к территориальному перемещению границ, формировавшихся в Туранской низменности экологических фаун.

В эпоху максимального оледенения на всей территории СССР произошло перемещение к югу границ растительных зон, сопровождавшееся

сокращением теплолюбивых элементов (Марков, Лазуков и Николаев, 1965). В результате этого степная флора проникла далеко вглубь Туранской низменности (рис. 56). В межледниковые эпохи происходило восстановление пустынной растительности на всей среднеазиатской равнине (рис. 57). Эти события определили заключительную стадию формирования современных экофаун как в Туранской низменности, так и в обрамляющих ее горах.

Вместе с распространявшимися с севера растительными ассоциациями на территорию Средней Азии интенсивно начал поступать ангарский элемент, представленный в основном настоящими хортобиотами. Одни из них продвигались с типчаково-ковыльными степями как по равнине, так и по соответствующим мелкоземистым участкам гор; другие тяготели к луговым ассоциациям и естественно проникали в более высокие пояса с луговой растительностью.

Судьба этих двух ветвей ангарского элемента, в связи с нарастающей ксерофилизацией условий в Средней Азии, различна. Степные виды почти не сохранились в Туранской низменности, а в горах они сформировали новую экофауну — горных субаридных степей (табл. 13), в которой явно доминирует ангарский элемент, в то время как среднеазиатский автохтонный элемент отсутствует.

Иная судьба видов, пришедших с луговыми ассоциациями: они влились в ядро экофауны высокогорных лугов, где находятся в тесном сочетании с представителями автохтонного элемента, связанного происхождением с экофауной горных полусаванн.

Мы проследили источники и основные пути вероятного формирования экологических фаун на равнинах и в горах Средней Азии, обратив особое внимание на исторические и экологические причины становления эндемичных форм различного таксономического ранга.

Действие причин первой группы в настоящее время значительно ослаблено, причины же второй группы играют сейчас ведущую роль в современном формообразовательном процессе, выражающемся в образовании новых подвидов. Этот процесс наиболее интенсивно протекает в горах, чем на равнинах Средней Азии.

ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О.Е. Основные проблемы физической географии Памира. Душанбе, Изд-во АН ТаджССР, 1965, ч. 1.

Аделунг Н.Н. Прямокрылые насекомые, собранные П.П. Сушкиным в Тургайской области летом 1898 г. — Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. Отд. зоол., 1906, вып. 7, с. 82—92.

Алимджанов Р.А., Эргашев Н. Кузнечиковые и сверчковые насекомые Каршинской степи. — Узб.биол.журн., 1972, № 2, с. 43—45.

Андреев Н.И. Саранчовые и меры борьбы с ними. Ашхабад, 1958.

Антова Ю.К. Вредители зерновых культур в Таджикистане и меры борьбы с ними. Душанбе, Таджикгосиздат, 1951.

Антова Ю.К. Насекомые — вредители богарного хлопчатника в Таджикистане. — Тр. АН ТаджССР, 1958, т. 89, с. 79—109.

Архангельский А.Д. Геологическое строение СССР. Западная часть, 2-е изд. М.: Л.; Объединенное н.-техн. изд-во, 1934, т. 2.

Архангельский А.Д. Геологическое строение и геологическая история СССР. М.; Л., Гостоптехиздат, 1941.

Афанасьев К.С. Растительность Туркестанского хребта в пределах Таджикистана и Киргизии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.

Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. М., Высшая школа, 1959.

Бей-Биенко Г.Я. Материалы по фауне Dermaptera и Orthoptera Зайсанской долины и сопредельных гор. — Изв. Сиб. ин-та сельск.хоз-ва и лесоводства, 1929, т. 13, с. 1 —26.

Бей-Биенко Г.Я. Монография рода Bryodema Fieb. (Orthoptera, Acrididae) и его ближайших родичей. — Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 1930а, т. 30, № 1, с. 71—127.

Бей-Биенко. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orhoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях. Тр. по защите растений. Сер. энтомол., 1930б, т. 1, № 1, с. 51—90.

Бей-Биенко Г.Я. Распространение и зоны вредности марокккской саранчи (Dociostaurus maroccanus Thunb.) в СССР. — Итоги науч.-исслед.работ Всесоюзн.ин-та защиты раст. за 1935, г. Л., 1936а, с. 16—20.

Бей-Биенко Г.Я. К фауне Blattodea Таджикистана. — Тр.Тадж. базы АН СССР, 1936б, т. 6, с. 225—240.

Бей-Биенко Г.Я. Насекомые кожистокрылые. — В кн.: Фауна СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1936в, т. 5. Нов. сер.

Бей-Биенко Г.Я. Новые или малоизвестные прямокрылые насекомые, обнаруженные в СССР. — Зап. Ленингр.с.-х. ин-та, 1941, т. 4, с. 147—159.

Бей-Биенко Г.Я. О некоторых особенностях горной фауны прямокрылых насекомых (Orthoptera) Джунгарского и Заилийского Алатау с описанием новых видов. — Вестн.АН КазССР,. 1948а, т. 8, № 41, с. 39—45.

Бей-Биенко Г.Я. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera. — В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.. 1948б, с. 270—291. 11. Зона пустынь.

Бей-Биенко Г.Я. К познанию саранчовых насекомых (Orthoptera, Acrididae) СССР. — Зап.Ленингр.с.-х.ин-та, 1948в, т. 5, с. 129—147.

Бей-Биенко Г.Я. Новые и характерные для ландшафтов пустынной зоны саранчовые (Orthoptera, Acrididae) из Юго-Восточного Казахстана. — Изв. АН КазССР. Сер. зоол., 1948г., № 8, с. 186—195.

Бей-Биенко Г.Я. Некоторые особенности фауны прямокрылых насекомых (Orthoptera) хребта Кетмень в Северо-Восточном Тянь-Шане. — Докл. АН СССР. Нов.сер., 1949а, т. 64, № 5, с. 265—268.

Бей-Биенко Г.Я. Ревизия саранчовых подсем. Gomphomastacinae (Orthoptera, Eumastacidae). — Докл. АН СССР. Нов. сер., 1949б, т. 64, № 5, с. 731—734.

Бей-Биенко Г.Я. О некоторых сообществах прямокрылых насекомых (Orthoptera) в среднеазиатских пустынях северного типа. — Тр.Зоол.ин-та АН СССР, 1949в, т. 8, № 4, с. 720—734.

Бей-Биенко Г.Я. Два новых вида саранчовых (Orthoptera, Acrididae) с хребта Терскей-Алатау в Центральном Тянь–Шане.- Энтомол.обозр.. 1949г, т. 30, № 3–4, с. 318–320.
Бей-Биенко Г.Я. Насекомые-таракановые. – В кн.: Фауна СССР М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950а, № 40. Нов.сер.
Бей-Биенко Г.Я. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera) пустынь Средней Азии и задачи ее изучения. – В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950б, т. 1, с. 130–139.
Бей-Биенко Г.Я. Саранчовые из рода пустынниц (Sphingonotus Fieb.) и их ближайшие родичи (Orthoptera, Acrididae). – Энтомол.обозр., 1950в, т. 31, № 1–2, с. 198–205.
Бей-Биенко Г.Я. Исследования по кузнечиковым (Orthoptera, Tettigoniidae) Союза СССР и сопредельных стран. – Тр.Всесоюз.энтомол.о-ва, 1951, т. 43, с. 129–170.
Бей-Биенко Г.Я. Кузнечиковые. Подсем.Листовые кузнечики (Phaneropterinae). – В кн.: Фауна СССР. Нов. сер. № 59. Прямокрылые 11, 2. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1954.
Бей-Биенко Г.Я. Принцип смены стаций и проблема начальной дивергенции видов. – Журн.общ.биол., 1959, т. 20, № 5, с. 351–358.
Бей-Биенко Г.Я. Об ортоптероидных насекомых Афганистана. – Тр.Всесоюз.энтомол.о-ва, 1963, т. 49, с. 249–284.
Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. – Журн.общ.биол., 1966, т. 27, № 1, с. 5–21.
Бей-Биенко Г.Я. Некоторые ортоптероидные насекомые отрядов Blattoptera, Orthoptera и Dermaptera из Афганистана – Acta Entom. Bohemoslov., 1967, т. 64, № 6, с. 407–438.
Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран: Определители по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Ч. I, II.
Бекузин А.А. Распределение прямокрылых насекомых в южной части пустыни Бедпак–Дала и долине реки Чу в зависимости от растительности и почв. – Тр.Музея природы АН УзбССР., 1953, т. 1, с. 33–48.
Бекузин А.А. Новый вид рода Eumetrioptera Mir. (Orthoptera, Tettigonioidea) с гор Сыр-Дарьинского Каратау. – Энтомол.обозр., 1961, т. 40, № 4, с. 870–871.
Бекузин А.А. Фауна саранчовых хребта Султан–Уиздаг и его окружения. – Вестн. Каракалп.фил. АН УзбССР, 1962, № 1 (7), с. 84–91.
Бекузин А.А. Эндемы горных осыпей Средней Азии (на основе изучения прямокрылых насекомых и таракановых). – В кн.: Пятое совещание Всесоюзн.энтомол.о-ва: Тез. докл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 7.
Бекузин А.А. Материалы к фауне и экологии эндемов некоторых ортоптероидов (Orthopteroidea) горных осыпей Средней Азии. – В кн.: Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии. Душанбе: Дониш, 1966, с. 61–67.
Бекузин А.А. Прямокрылые насекомые тугаев среднего течения р. Сырдарьи. – В кн.: Экология насекомых Узбекистана и научные основы борьбы с вредными видами. Ташкент: Фан, 1968а, с. 51–58.
Бекузин А.А. К изучению фауны прямокрылых насекомых (Orthopteroidea) горного Чирчикского района – Науч.труды Ташк. ун-та, 1968б, вып. 334, с. 91–103.
Бекузин А.А. К познанию кузнечиковых (Tettigonioidea, Orthoptera) Западного Тянь-Шаня. – Науч.труды Ташк.ун-та, 1972, вып. 398, с. 149–157.
Бекузин А.А. К фауне прямокрылых насекомых (Orthoptera) Западного Тянь-Шаня. – В кн.: Материалы Седьмого съезда Всесоюз.энтомол.о-ва. Л., 1974, с. 9.
Бекунин А.А. Прямокрылообразные Кураминского хребта. – Узб.биол.журн., 1977, № 4, с. 60–62.
Бекузин А.А. Новый вид кузнечиков в роде Eumetrioptera Mir. (Orthoptera, Tettigonioidea) с Кураминского хребта. – Энтомол.обозр., 1978, 57, № 3, с. 549–550.
Берг Л.С. Опыт разделения Сибири и Туркестана на ландшафтные и морфологические области. – В кн.: Сборник в честь семидесятилетия проф. Д.Н. Анучина. М., 1913, с. 117–153.
Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М., Географгиз, 1952, Т. 2.
Богуш П.П. Некоторые результаты сбора саранчовых на световые самоловки в Средней Азии. – Энтомол.обзор., 1948, т. 30, с. 12–29.
Борисяк А.А. Курс исторической геологии, 2-е изд. М.; Л.: Гос.н.-техн. изд-во, 1931.
Бочкарева З.А. Вредные насекомые Таджикистана и меры борьбы с ними. Душанбе, Таджикгосиздат, 1946.
Бурачек А.Р. Третичные континентальные отложения Юго-Западного Таджикистана. – Тр. Тадж.комплексной экспедиции, 1934, № 4, с. 49–59.
Васенкова В.М. Вредители полевых культур на вновь осваиваемых землях Голодной степи. – В кн.: Экология насекомых Узбекистана и научные основы борьбы с вредными видами. Ташкент: Фан, 1968, с. 11–16.

17-2

Васильев К.А. Вредные саранчовые в зоне освоения целинных и залежных земель. — Тр.Всесоюз.энтомол. о-ва, 1965, т. 50, с. 129—145.

Вельтищев П.А. К познанию рода Bergiola Stshelk (Orthoptera, Tittigoni idea). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. 6, с. 263—265.

Вельтищев П.А. Новое в биоэкологии азиатской саранчи в дельте Амударьи. — Природа, 1941, № 2, с. 78—81.

Власов Я.П. Нора как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада. — Тр. СОПС. Сер.туркменская, 1937а, вып. 9, с. 223—240.

Власов Я.П. Фауна Бахарденской (Дурунской) подземной пещеры. — Тр. СОПС. Сер. туркменская, 1937б, вып. 9, с. 289—296.

Власов Я.П., Мирам Э.Ф. Тараканы и прямокрылые из нор в окрестностях Ашхабада. — Тр. СОПС. Сер. туркменская, 1937, вып. 9, с. 259—262.

Воейков А.И. О климате Центральной Азии на основании наблюдений четырех экспедиций Н.М. Пржевальского. — В кн.: Научные результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Отдел метеорологический. СПб., 1895, с. 237—281.

Воронцовский П.А. Экологические условия обитания саранчи Locusta migratoria в нижней дельте Амударьи. — Тр.Комплексного н.-ин-та ККАО, 1931, № 1, с. 5—34.

Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. — Тр. по Прикл. бот., генетике и селекции. Приложение 52-е, 1932.

Вульф Е.В. Историческая география растений,. История флор Земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944.

Гаель А.Г. Пески северо-западного Казахстана. — Тр.конф. по изучению производ. сил Казахстана, 1932, с. 317—322.

Гаель А.Г. К вопросу о генезисе и эволюции песков СССР. — Тр.Всес.геогр. съезда (11—18 апреля 1933 г.), 1934, № 3, Секционные заседания, с. 61—76.

Гельперштейн Я.М., Мориц Л.Д. Борьба с шистоцеркой в Туркменской ССР (отчет о работе по борьбе со странствующей саранчой — шистоцеркой). Ташкент, изд-во НИХИ. Сер. научная, 1930, вып. 7, с. 1—23.

Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Гос. изд-во географ. лит-ры, 1968.

Геллер С.Ю. К вопросу об происхождении Каракумских чинков. — Изв. геоморфол. ин-та АН СССР, 1933. Сер.геоморфол., № 9, с. 63—68.

Геллер С.Ю. Западный Унгуз и Заунгузское плато. Каракумы. Сб. 2. Результаты экспедиции 1930 г. — Тр. СОПС, 1934.Сер.туркменская,вып. 8, с. 141—162.

Геллер С.Ю., Кунин В.Н. О происхождении грядовых песков. — Докл. АН СССР. Нов. сер., 1933, № 2, с. 86—88.

Герасимов И.П. Очерк почв районов бассейна верхней Эмбы, Темира и Чегана. — В кн: Материалы Особого Комитета по исслед. союз. и авт. руспублик. Сер.Казахстанская, Л., 1928, № 16.

Герасимов И.П. К вопросу об эволюции пустынных песков Туркестана. — Тр.Почв. ин-та АН СССР, 1931, № 5, с. 105—118.

Герасимов И.П. Основные черты развития современной поверхности Турана. — Тр. ин-та геогр. АН СССР, 1937, № 25, с. 1—152.

Герасимов И.П. Тектоническое движение и их роль в развитии рельефа Северного Тянь-Шаня. — В кн.: Вопросы геоморфологии и палеогеографии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 88—104.

Герасимов И.П., Лобова Е.В. Почвенно-географический очерк песчаных районов Приаралья. — Тр. н.и. ин-тов пром-сти, 1932, № 496, с. 1—56.

Герасимов И.П., Марков К.К. Ледниковый период на территории СССР. — Тр.ин-та геогр. АН СССР, 1939, № 33, с. 1—462.

Герасимов И.П., Чихачев П.К. Геологический очерк Кызылкумов. Отчет о работах 1927 и 1928 гг. — Тр.Глав. геол.-развед.упр. ВСНХ СССР, 1931, № 82, с. 1—126.

Гончаров Н.Ф., Овчинников П.Н. Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая. — Сов. ботаника, 1935, № 6, с. 45—67.

Гончаров Н.Ф., Овчинников П.Н. Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро—Алая. — Сов. ботаника, 1936, № 1, с. 40—51.

Горностаев Н.Н. Четвертичные отложения у северных подножий Джунгарского Алатау. — Изв. Зап.-Сиб.отд.геол., ком., 1929, т. 9, № 1.

Горохов А.В. Сверчки родов Tartarogryllus Tarb. и Modicogryllus Chop. (Orthoptera, Gryllidae) фауны Средней Азии. — Энтомол.обозр., 1978а, т. 57. № 1, с. 97—105.

Горохов А.В. Новый вид сверчков рода Acheta L. (Orthoptera, Gryllidae) из Туркмении. — Тр.Зоол.ин-та АН СССР, 1978б, т. 71, с. 3—5.

Горохов А.В. К познанию сверчков (Orthoptera, Gryllidae) фауны Средней Азии. — Энтомол.обозр., 1979, т. 58, № 1, с. 92—98.

Грюше П.А. Следы древнего оледенения в восточном Кунгей—Алатау. — Изв. Гос. рус.геогр.о-ва, 1928, т. 60, № 2, с. 297—320.

Грюше П.А., Ершов С.П. и др. Гидрогеологические исследования, произведенные в бассейне озера Иссык-Куль (Семиреченская область, Пржевальский уезд) в 1914 М.З. Отд. земельных улучшений. Гидрогеол.исслед. в Степ.обл., 1915.

Гуллыев А. Насекомые — вредители сельскохозяйственных культур Теджeнского оазиса. — Изв. АН ТССР.Сер.биол., 1965, № 5, с. 71—75.

Гуллыев А. О вредной энтомофауне растительности в зоне первой очереди Каракумского канала. — Проблемы освоения пустынь, 1967, № 3, с. 57—62.

Гуллыев А.Г. Вредители хлопчатника в Таджикском оазисе и их связь с дикой растительностью. — Изв. АН ТССР. Сер.биол., 1969, № 4, с. 57—60.

Гусева В.С., Сычев М.М. Сравнительная экологическая характеристика двух подвидов конька изменчивого (Orthoptera: Acrididae). — Учен.зап.Моск.гос.пед.ин-та им. В.И. Ленина. 1969, № 362, с. 3—19.

Давлетшина А.Г. Некоторые данные о сообществах саранчовых арчевой зоны северного склона Туркестанского хребта. — Докл. АН УзбССР, 1949, т. 6, с. 25—29.

Давлетшина А.Г., Радзиviловская М.А. Энтомофауна каврака. — Узб.биол.журн., 1965а, № 1, с. 57—62.

Давлетшина А.Г., Радзивиловская М.А. Энтомофауна доминантов основных сообществ юго-западного Кызылкума. — В кн. Рациональное использование пустынных пастбищ. Ташкент: Наука УзбССР, 1965б, с. 246—254.

Давлетшина А.Г., Радзивиловская М.А. Пути и источники формирования вредной энтомофауны изеня и других вводимых в культуру пастбищных растений. — В кн.: Экология насекомых Узбекистана и научные основы борьбы с вредными видами. Ташкент: Фан, 1968, с. 6—11.

Данилин А.С. Вредные саранчовые Узбекистана и борьба с ними. Ташкент; Фан, 1951.

Дубянский В.А. Песчанная пустыня юго-восточные Каракумы. — Тр. по прикл. бот. генетики и селекции, 1928, т. 19,4.

Дюков Н.Н. Главнейшие вредные саранчовые Казахстана и борьба с ними. Алма-Ата, Казахстаниздат, 1936.

Еникеев И.В. Саксауловая саранча Dericorys albidula Serv. в Туркменистане. — Изв. АН ТССР, 1949, № 1, с. 61—63.

Зимин Л.С. К изучению биологии и экологии богарного пруса в Средней Азии. — В кн.: Лепешкин С.Н., Зимин Л.С., Иванов Е.Н., Захваткин А.А. Саранчовые Средней Азии. Ташкент: Саогиз, 1934, с. 82—112.

Зимин Л.С. Кубышки саранчовых. Морфология, систематика, диагностика и экология. — В кн.: Определители по фауне СССР, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, № 23.

Злотин Р.И. Опыт характеристики населения наземных членистоногих на сыртах внутреннего Тянь-Шаня. — В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966, с. 92—127.

Злотин Р.И. Жизнь в высокогорьях. М.: Мысль, 1975.

Зоогеография палеогена Азии. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1974, т. 146.

Иванов Е.Н. К биологии и экологии чернополосой саранчи (Oedaleus decorus Germ.). — В кн.: Лепешкин С.Н., Зимин Л.С.. Иванов Е.Н., Захваткин А.А. Саранчовые Средней Азии. Ташкент: САОГИЗ, 1934,, с. 113—123.

Иванов Е.Н. Биология и экология туркменской кобылки (Ramburiella turkomana F.-W.). — В кн.: Лепешкин С.Н., Зимин Л.С., Иванов Е.Н., Захваткин А.А. Саранчовые Средней Азии. Ташкент: САОГИЗ, 1934б, с. 124—149.

Иванов Е.Н. Биология и экология марокккской саранчи в условиях Средней Азии. — В кн.: Итоги науч.-исслед. работ Всесоюз. ин-та защиты раст. за 1935 г. Л., 1936, с. 233—234.

Иванов Е.Н. Вредные саранчовые и кузнечики в Узбекистане и борьба с ними. Ташкент, 1946.

Иванов Е., Спасский А. Вредные богарные саранчовые Средней Азии и меры борьбы с ними. Ташкент: САОГИЗ, 1934.

Иконников Н. Orthoptera Семиреченской области. Acridoidea. — Рус. энтомол. обозр., 1911, т. 11, с. 345—362.

Ильин М.М. К происхождению флоры пустынь Средней Азии. — Сов. ботаника (1937), 1938, № 6, с. 95—109.

Ильин М.М. Некоторые итоги изучения пустынь Средней Азии. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 197—256.

Ильин М.М. Флора литоралей и пустынь и их взаимосвязи. — Сов. ботаника, 1947, т. 15, № 5, с. 249—267.

Ильин М.М. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 129—229.

Ильинский И.В. Растительность земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937.

Ингеницкий И.В. Вредные насекомые Семиречья. СПб., Изд-во Деп. землед, 1897.
Калесник С.В. Горные ледниковые районы СССР. — В кн.: Итоги работ ледниковых экспедиций 2 МПГ 1932—1933 гг., 1937, № 3, с. 1—182.
Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973.
Кассин Н. Гидрогеологические исследования, произведенные в центральной части Тургайского уезда в 1912 г. М., СПб. 3., Отд. земельных улучшений. Гидрогеол. исслед. в Степной обл., 1913.
Кассин Н.Г. Гидрогеологический очерк Илийского бассейна. — Тр. Глав. геол.-развед. упр. ВСНХ ССР, 1930, № 3, с. 1—46.
Каульбарс А.В. Древнейшие русла Амударьи. — Зап. Имп. рус. геогр. об-ва по общей географии, 1887, т. 17, № 4, с. 1—133.
Киранова Д.М. К познанию формирования энтомофауны основных сельскохозяйственных культур в Голодной степи разной давности освоения. — В кн.: Экология насекомых Узбекистана и научные основы борьбы с вредителями. Ташкент, Фан, 1968, с. 16—23.
Кириченко А.Н. Настоящие полужесткокрылые. — Тр. Памирской экспедиции, 1928, 1931, № 8, Зоология, с. 77—118.
Клунников С.И. Распространение третичных континентальных толщ на Южном Памире. — Тр. Тадж. компл. экспед. 1932 г., 1934, № 3, с. 1—13.
Колачев М.П. О залетах шистоцерки в Туркмению. — Тр. Туркм. с.-х. ин-та, 1964, т. 13, с. 91—95.
Копанева Л.М. Прямокрылые (Orthoptera) и близкие к ним отряды насекомых заповедника Аксу-Джабаглы в Западном Тянь-Шане. — Энтомол. обозр., 1972, т. 60, № 4, с. 776—784.
Корженевский Н.Л. Мук-су и ее ледники — Тр. Гидрометеорол. отделения Среднеазиатского метеорол. ин-та, 1927, с. 7—66.
Корженевский Н.Л. Озеро Кара-Куль: (Физико-географический очерк). — Тр. Памирской экспедиции, 1934 г., № 42, 1936.
Коровин Е.П. Новый третичный тип семейства Proteaceae из Средней Азии. — Бот. журн. СССР, 1932, т. 17, № 5—6, с. 506—522.
Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Саогиз, 1934а.
Коровин Е.П. К вопросу о палеоэкологических сменах в Средней Азии. — В кн.: Вопросы экологии и биоценологии, 1934б, с. 16—42.
Коровин Е.П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии. — Бюл. САГУ, 1935, т. 20, № 4, с. 183—218.
Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзбССР, 1961. Кн. 1.
Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзбССР, 1962. Кн. 2.
Крицкая И.Г. Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация усатого конька Chorthippus macrocerus (F.W.) (Orthoptera, Acrididae). — Энтомол. обозр., 1972, т. 51, № 2, с. 254—265.
Крицкая И.Г., Сычев М.М. Сравнительная морфологическая и экологическая характеристика двух подвидов конька усатого (Orthoptera; Acrididae). — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1969, № 362, с. 20—29.
Криштофович А.Н. Основные черты развития третичной флоры Азии. — Изв. Глав. бот. сада АН СССР, 1930, т. 29, № 3—4, с. 391—402.
Криштофович А.Н. Палеоботаника. М.; Л., 1957.
Криштофович А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, III. с. 7—41.
Криштофович А.Н., Палибин И.В. Новые материалы к третичной флоре Тургайской области. — Изв. Имп. акад. наук (VI), 1915, т. 9, № 12, с. 1235—1248.
Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии (главным образом на материале по жесткокрылым). М.; Л.: Наука, 1965.
Кузнецов Н.Н. Значение ледниковой эпохи в эволюции фауны Туркестана. — Бюл. САГУ, 1923а, № 1, с. 10—13.
Кузнецов Н.Н. К вопросу о вертикальном распределении животных форм в Туркестане. — Бюл. САГУ, 1923б, № 2, с. 33—34.
Кузнецов Н.Н. Значение ледниковой эпохи в эволюции фауны Туркестана. — Землеведение, 1926а, т. 28, № 3—4, с. 5—44.
Кузнецов Н.Н. О происхождении пустынной фауны Туркестана. — Рус. зоол. журн., 1926б, т. 6, № 1, с. 61—82.
Кузнецов Н.Я. Зоогеографические области и их подразделения в применении к отряду чешуекрылых. Насекомые чешуекрылые (Insecta, Lepidoptera): Введение Ascii-

dae (Danaidae). — В кн.: Фауна СССР и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям зоологического музея АН СССР, 1929, т. 1, № 2.
Кузнецов Н.Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1938, т. V, № 1, с. 1—85.
Культиасов М.В. Вертикальные растительные зоны в Западном Тянь-Шане. — Бюл. САГУ, 1926, т. 14, с. 103—125.
Культиасов М.В. Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938.
Кунин В.Н. Некоторые данные о современных эоловых формах в юго-восточных Каракумах. — В кн.: Материалы Комиссии по экспед. исслед. АН СССР. Сер. Туркменская, 1930. № 29, с. 213—233.
Кунин В.Н., Идеи В.А. Обручева о происхождении Каракумов в свете современных данных. — В кн.: Вопросы геоморфологии и палеогеографии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 22—36.
Кунин В.Н., Петров М.П. Материалы по геологии и морфологии района ст. Байрам-али-Репетек Туркменской ССР. — Исследования подземных вод СССР, 1932, № 1, с. 113—128.
Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР, по данным современного распространения растений. — В кн.: Растительность СССР. Л.: 1938, т. 1.
Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки: Комаровские чтения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 15.
Лавров А.П. Краткая характеристика почвенно-географических условий подгорной равнины Копетдага. — Труды Туркм. геогр. о-ва, 1958, вып. 1, с. 94—117.
Левишко П.А. Пустынная саранча в Туркменской ССР. — Защита раст. от вредителей и болезней, 1962, № 12, с. 54—55.
Леонов Г.П. Историческая геология. М.: Изд-во МГУ, 1956.
Лепешкин С.Н. О ликвидации пруса в Мервском оазисе. — В кн.: Лепешкин С.Н., Зимин Л.С., Иванов Е.Н., Захваткин А.А. Саранчовые Средней Азии. Ташкент: Саогиз, 1934, с. 9—81.
Лепешкин С.Н., Зимин Л.С., Иванов Е.Н., Захваткин А.А. Саранчовые Средней Азии. Ташкент: Саогиз, 1934.
Лер А.П. Материалы по биологии туранского и пустынного прусов (Orthoptera, Calliptamus) в Чимкентской области. — Тр. науч.-исслед. ин-та защиты раст. КазАСХН, 1962, т. 7, с. 3—56.
Литвинова Н.Ф. Закономерности географической изменчивости в роде Euchorthippus Tarb. (Orthoptera, Acrididae). — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972а.
Литвинова Н.Ф. Закономерности географической изменчивости морфологических признаков в роде Euchorthippus Tarb. (Orthoptera, Acrididae). — Зоол. журн., 1972б, т. 51, № 6, с. 821—829.
Литвинова Н.Ф., Сычев М.М. Сравнительная экологическая характеристика коньков: степного Euchorthippus pulvinatus pulvinatus (F.-W.) и закавказского Euchorthippus transcaucasicus Tarb. (Orthoptera: Acrididae). Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1969, № 362, с. 30—36.
Личков Б.Л. Загадка Каракумов. — В кн.: Материалы Комиссии по экспед. исслед. АН СССР. Сер. Туркменская, 1930, № 29, с. 1—33.
Луппова А.Н. Саранчовые районов трассы Каракумского канала (Мургаб-Амударьинское междуречье). — Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТССР, 1961, т. 7, с. 99—121.
Макеев П.С. Очерк рельефа Северо-Восточных Каракумов. — Тр. СОПС АН СССР. Сер. Туркменская, 1932, № 3, с. 7—202.
Макеев П.С. Физическая география СССР. М., Геодезиздат, 1944. Ч. 1. Рельеф СССР.
Мальковский М.П. К биологии бескрылой кобылки Gomphomastax clavata clavata Ostr. (Orthoptera, Eumastacidae). — Энтомол. обозр., 1956, т. 35, № 1, с. 43—49.
Мальковский М.П. Материалы о распространении саранчовых в Казахстане. — Тр. науч.-исслед. ин-та защиты раст. Каз. АСХН, 1958, т. 4, с. 225—228.
Мальковский М.П. Состояние саранчового вопроса о Казахстане. — В кн.: Четвертый съезд Всесоюз. энтомол. о-ва: Тез. докл. II., 1959, с. 55—57.
Мальковский М.П. Новый вид р. Eclipophleps Tarb. (Orthoptera, Acrididae) из Центрального Казахстана. — Энтомол. обозр., 1959б, т. 38, № 2, с. 456—459.
Мальковский М.П. О полиморфизме и фазовой изменчивости атбасарской кобылки Dociostaurus kraussi Ingen. (Orthoptera, Acrididae). — Энтомол. обозр., 1963, т. 42, № 4, с. 778—781.
Мальковский М.П. Саранчовые Мангистауского района Гурьевской области. — Тр. науч.-исслед. ин-та защиты раст. КазССР, 1964, т. 8, с. 260—266.

Мальковский М.П. Новый вид саранчового рода Eremippus Uv. (Orthoptera, Acrididae) из Юго-Восточного Казахстана. — Энтомол. обозр., 1968, т. 47, № 1, с. 131—132.
Мальковский М.П. Новый вид рода Eclipophleps Tarb. (Orthoptera, Acrididae) из Северо-Восточного Казахстана. — Энтомол. обозр., 1972, т. 51, № 4, с. 830—831.
Мальковский М.П. Эндемизм саранчовых Казахстана. — Науч. труды Каз. с.-х. ин-та, 1973, т. 16, № 1, с. 139—141.
Мальковский М.П. Хозяйственное освоение территорий и его влияние на очаги вредных саранчовых (Otrhoptera, Acrididae) в Казахстане. — В кн.: Материалы Седьмого съезда Всесоюз. энтомол. о-ва, II. Л.: 1974, с. 102.
Марков К.К. Геоморфологический очерк Памира. — Тр. Ин-та физ. геогр. АН СССР, 1935, № 17, с. 1—66.
Марков К.К. Геоморфологический очерк Северного Памира и Вахша по наблюдениям 1932—1933 гг. — Тр. ледниковой экспедиции Комитета СССР по проведению Второго Международного полярного года, 1936, № 1, с. 267—485.
Марков К.К. О проблеме древнего оледенения гор Средней Азии. — Проблемы физ. геогр., 1937, т. 4, с. 271—278.
Марков К.К. Очерки по геофизике четвертичного периода. М.: Географгиз, 1955.
Марков К.К. Палеогеография (историческое землеведение). М.: Изд-во МГУ, 1960.
Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.П. Четвертичные период (ледниковый период — антропогеновый период), территория СССР. М.: Изд-во МГУ, 1965. Т. 2.
Мартынов А.В. Основные черты географического распространения ручейников (Trichoptera) — Докл. Рос. А.Н. (А), 1922, с. 48—51.
Мартынов А.В. Ручейники. Зоогеографический очерк. — Практическая энтомология, 1924, № 5, с. 353—378.
Мартынов А.В. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентонических животных. — Рус. зоол. журн., 1963, т. 9, № 3, с. 3—38.
Мартынов А.В. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил—кии. Часть I. Разные отряды, кроме Blattodea и Coleoptera. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1937, т. 7, вып. 1, с. 3—129.
Мартынов А.В. Местонахождения ископаемых насекомых в пределах СССР. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1938, т. 7, вып. 3, с. 6—28.
Медведев С.И. Новый вид сверчка, живущий в норах суслика в Припонтийских степях (Orthoptera). — Энтомол. обозр., 1933, т. 25, № 1—2, с. 179—181.
Мензбир М.А. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. — Приложение № 4 к "Временнику", 1914.
Мензбир М.А. Очерк истории фауны Европейской части СССР. М.; Л., 1934.
Мирам Э.Ф. К познанию рода Bergiola Stshel. — Докл. АН СССР. А, 1929, № 13, с. 319—320.
Мирам Э.Ф. Blattodea (таракановые), Mantodea (богомоловые), Phasmodea (привиденьевые) и Orthoptera (прямокрылые) Таджикистана. — Тр. Тадж. базы АН СССР, 1935, т. 5, с. 219—236.
Мирам Э.Ф. Blattodea, Mantodea, Phasmodea, Orthoptera южной части Туркмении. — Тр. СОПС. Сер. Туркменская, 1937, вып. 9, с. 297—304.
Мирам Э.Ф. Богомоловые (Mantodea), привиденьевые (Phasmatodea) и прыгающие прямокрылые [Saltatoria (Orthoptera s. str.)] Таджикской ССР по сборам Паразитологической экспедиции АН СССР за 1934. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1949, т. 8, с. 714—719.
Мищенко Л.Л. Род Uvarovium Dirsh. [Saltatoria (Orthoptera s. str.) Acridodea]. — Энтомол. обозр., 1945а, т. 28, № 1—2.
Мищенко Л.Л. Географическое распространение подсемейства Catantopinae [Saltatoria (Orthoptera sens. str.), Acridodea]. — Энтомол. обозр., 1945б, т. 28, 3—4, 101—105.
Мищенко Л.Л. Саранчовые Средней Азии. — Рефераты науч.-исслед. работ за 1944 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1945в, с. 123—124.
Мищенко Л.Л. Таракановые — Blattodea, богомоловые — Mantodea, привиденьевые — Phasmodea, прыгающие прямокрылые — Saltatoria Orthoptera (sens. str.) и кожистокрылые — Dermaptera пустынь СССР. — Рефераты науч.-исслед. работ за 1944 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945 г., с. 124—125.
Мищенко Л.Л. Род Mizonocara Uv. Saltatoria (Orthoptera s. str.) Acridodea. — Энтомол. обозр., 1947, т. 29, № 1—2, с. 62—71.
Мищенко Л.Л. Отряд Saltatoria (Orthoptera sens. str.). Прыгающие прямокрылые. — В кн.: Вредные животные Средней Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949а, с. 148—169.
Мищенко Л.Л. Кожистокрылые (Dermatoptera), таракановые — (Blattodea), богомоловые (Mantodea), привиденьевые (Phasmatodea) и прыгающие прямокрылые [Saltatoria (Orthoptera s. str.)] Гиссарской долины (Таджикская ССР). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1949б, т. 8, с. 735—749.

Мищенко Л.Л. Род Eumetrioptera Miram. Saltatoria (Orthoptera s. str.) Tettigonioidea. — Энтомол. обозр., 1949в, т. 30, № 3—4, с. 326—333.
Мищенко Л.Л. Новые виды саранчовых (Saltatoria — Orthoptera, Acrididae) из Средней Азии и Кашмира. — Докл. АН СССР. Нов. сер., 1950а, т. 72, № 1, с. 213—215.
Мищенко Л.Л. Род Diexis Zub. Saltatoria (Orthoptera s. str.), Acridodea. — Энтомол. обозр., 1950б, т. 31, № 1—2, с. 206—212.
Мищенко Л.Л. Новые данные по среднеазиатской фауне вредных саранчовых (Saltatoria — Orthoptera, Acridoidea). — Докл. АН СССР. Нов. сер., 1950в, т. 71, № 4, с. 789—792.
Мищенко Л.Л. Новые виды и подвиды рода Conophyma Zub. (Saltatoria—Orthoptera, Acrididae) из Узбекистана и сопредельных стран. — Докл. АН УзбССР, 1950 г., т. 5, с. 30—34.
Мищенко Л.Л. К фауне уховерток, тараканов, богомолов, палочников и прямокрылых южного склона Гиссарского хребта. — В кн.: Ущелье Кондара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, с. 198—205.
Мищенко Л.Л. Насекомые прямокрылые. Том. 4, вып. 2. Саранчовые (Catantopinae). — В кн.: Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952а. Нов. сер., т. 54.
Мищенко Л.Л. Новые виды кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae) из Таджикистана. — Энтомол. обозр., 1952б, т. 32, с. 254—260.
Мищенко Л.Л. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — прямокрылые (прыгающие прямокрылые). — В кн.: Насекомые и клещи вредители сельскохозяйственных культур. Л.: Наука, 1972, т. 1, с. 16—115.
Мищенко Л.Л. К познанию саранчовых рода Dociostaurus Fieb. (Orthoptera, Acrididae). I. — Энтомол. обозр., 1974а, т. 53, № 2, с. 334—342.
Мищенко Л.Л. К познанию саранчовых рода Dociostaurus Fieb. (Orthoptera, Acrididae). II. — Энтомол. обозр., 1974б, т. 53, № 3, с. 589—601.
Мориц Л.Д. Список саранчовых насекомых Туркменистана и сопредельного Хорасана. — В кн.: Отчет о деятельности Озра за 1924—1925 и 1925—1926 операц. годы. Л.: Изд-во Наркомзема Туркменской ССР, 1927, с. 79—93.
Муратов М.В. Происхождение материков и океанических впадин. М.: 1975.
Мурзаев Э.М. Новые данные по гипсометрии бессточных котловин Туранской низменности. — Изв. Гос. геогр. о-ва, 1936, т. 68, № 5, с. 743—747.
Мушкетов И.В. Туркестан. Геологическое и орографическое описание по данным, собранным во время путешествий с 1874 г. по 1880 г. СПб., I, 1886.
Наливкин Д. Очерк геологии Туркестана. М., Ташкент, 1926.
Наливкин Д.В. Палеогеография Средней Азии в Кайнозойскую эру. — Изв. Геол. ком., 1928, т. 47, № 2, с. 153—161.
Наливкин Д.В. Обзор геологии Памира и Бадахшана. — Тр. Всесоюз. геол.-развед. объед., 1932, № 182, с. 46—72.
Наливкин Д.В. Палеогеография Средней Азии. — В кн.: Научные итоги работ Таджикско-Памирской экспедиции АН СССР, 1936, с. 35—36.
Нарзикулов М.Н., Столяров М.В. Новые для фауны СССР виды тлей (Aphididae) и саранчовых (Acridoidea) и их зоогеография. — Докл. АН ТаджССР, 1972, т. 15, № 11, с. 60—62.
Нацкий А.Д. Материалы к познанию каракумского серного месторождения. — В кн.: Материалы по общей и прикладной геологии, 1926, № 35.
Нейбург М.Ф. Годовой отчет о палеоботанических сборах в районе г. Ачу-тас на правом берегу р. Черный Иртыш в Зайсанском у. Семипалатинской губ. — В кн.: Отчет о деятельности АН СССР за 1927 г. II, 1928а, с. 157—158.
Нейбург М.Ф. Ископаемая растительность Зайсанской котловины. — Природа, 1928б, № 11, с. 1006—1007.
Неймайр М. История земли. П., СПб., 1902.
Неуструев С.С. Почвенно-географический очерк Чимкентского уезда Сырдарьинской области. — Тр. почв.-бот. экспедиции Переселенческого упр. по исследованию колон. районов Азиатской России, 1910а, вып. 7.
Неуструев С.С. Аулиэатинский уезд Сырдарьинской области. — Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв Азиатской Росии в 1909 г. Переселенческое упр. СПб., 1910б, с. 74—81.
Никольский В.В. Перелетная, или азиатская саранча. Перелет азиатской саранчи через г. Перовск Сыр-Дарьинской обл. — Туркест. ведом., 1911, № 155—157.
Никольский В.В. Азиатская саранча. Л., 1925.
Новицкий В.Я. Азиатская саранча в дельте Амударьи и меры борьбы с ней. Нукус: Каракалпак. гос. изд-во, 1953.
Новицкий В.Я. Природные и хозяйственные условия гнездилища азиатской саранчи (Locusta migratoria) в дельте Амударьи. — Энтомол. обозр., 1963, т. 42, № 2, с. 251—263.

18-1

Носков И. Из наблюдений над Schistocerca gregaria Forsk. — Защита раст. от вредит. и болезней, 1928, № 3—4, с. 371—372.
Обручев В.А. Закаспийская низменность. — Зап. Рус. геогр. о-ва по общей географии, 1890, т. 20, вып. 3, с. 1—270.
Обручев С.В. Очерк тектоники Северо-Восточной Азии. — В кн.: Сборник в честь академика В.А. Обручева, Л, 1938, с. 255—308.
Овчинников П.Н. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. — В кн.: Флора ТаджССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1957, т. 1.
Ошанин В. Зоогеографический характер фауны полужесткокрылых Туркестана. — Зап. Рус. геогр., о-ва общей географии, 1891, т. 23, вып. 1, с. 1—116.
Пажитнова З.А., Киранова Д.М. К познанию энтомофауны Кюрендага. — Труды САГУ, 1956, т. 86, с. 77—149.
Палибин И.В. Заметки о третичных растениях Киргизской степи. — Изв. Геол. ком., 1904, т. 23, № 4, с. 251—264.
Палибин И.В. Ископаемые растения берегов Аральского моря. — Изв. Туркест. отд. Рус. геогр. о-ва, 1907, т. 4, № 7, с. 1—19.
Палибин И.В. О третичной флоре Юго-Западной Сибири. — Зап. Минерал. о-ва, (2), 1909, т. 47, с. 22—24.
Палибин И.В. Этапы развития прикаспийских стран со времени мелового периода. — Сов. ботаника, 1935, № 3, с. 10—50.
Панфилов Д.В. Особенности биоценотической структуры и географического распространения насекомых Прииссыккулья. — В кн.: Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 162—198.
Петров М.П. Подвижные пески пустынь Союза ССР и борьба с ними. М.; Л.: Гос. изд-во географ. лит., 1950.
Петров М.П. Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.: Наука, 1964.
Петров М.П. Пустыни Центральной Азии. М.; Л.: Наука, 1966, Т. 1. Ордос, Алашань, Бэйшань.
Петров М.П. Пустыни земного шара. Л.: Наука, 1973.
Петрушевский Б.М. Геоморфологический очерк нижнего течения р. Сырдарьи. — Землеведение, 1935, т. 33, № 1, с. 98—109.
Петрушевский Б.А. Палеогеография и тектоника Афганистана и Таджикистана. — Тр. ин-та геол. наук, 1955, вып. 8, сер. № 3.
Петрушевский Е.А. Урало-Сибирская эпигерцинская платформа и Тянь-Шань. М.: Изд-во АН СССР, 1955б.
Пидопличко И.Г., Макеев П.С. О климатах и ландшафтах прошлого в свете данных палеозоологии и физгеографии, вып. 1, Киев: Изд-во АН УССР, 1952.
Пидопличко И.Г., Макеев П.С. О климатах и ландшафтах прошлого, III, Киев: Изд-во АН УССР, 1959.
Попов М.Г. Флора пестроцветных толщ (краснопесчаниковых) низкогорий Бухары (фрагмент к истории флоры Туркестана). — Тр. Туркест. науч. о-ва, 1923, т. 1, с. 3—42.
Попов М.Г. Экологические типы растительности пустынь Южного Туркестана. — Изв. Глав. бот. сада РСФСР, 1925, т. 24, с. 168—175.
Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — Бюл. САГУ, 1927, № 15, с. 239—292.
Попов М.Г. Дикие плодовые Средней Азии. — В кн.: Тр. прикл. бот., генетики и селекции, 1929, т. 22.
Попов М.Г. Растительный покров Казахстана. — Тр. Каз. фил. АН СССР, 1940, № 18.
Попов М.Г. Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. — Изб. сочинения. Ашхабад: Изд-во ТССР, 1958, с. 372—383.
Попов В.И. Материалы по истории древнего оледенения Памира, Бадахшана и Дарваза. — Тр. Всесоюз. геол.-развед. объед. НКТП СССР, 1932, № 242, с. 1—53.
Попов В.И. История депрессии и поднятий западного Тянь-Шаня. Ташкент, 1938.
Правдин Ф.Н. Влияние среды на распределение насекомых в Каратау. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1940, т. 49, № 5—6, с. 71—81.
Правдин Ф.Н. К биологии некоторых малоизвестных кузнечиков (Orthoptera, Tettigonioidea) в горах Каратау. — Энтомол. обозр., 1953, т. 33, № 1, с. 80—83.
Правдин Ф.Н. Экологическое распределение прямокрылых (Orthoptera s. str.) и близких к ним отрядов насекомых на Каратау. — Зоол. журн., 1960, т. 39, № 1, с. 71—83.
Правдин Ф.Н. Ксерофильные группировки ортоптероидов в горах Средней Азии. — Вопросы экологии, 1962а, т. 7, с. 144—145.
Правдин Ф.Н. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea) Туркестанского хребта. — Зоол. журн., 1962б, т. 41, № 5, с. 693—705.

Правдин Ф.Н. Эндемизм и формообразовательный процесс у прямокрылых (Orthoptera) в горах Средней Азии. — В кн.: Пятое совещание Всесоюз. энтомол. о-ва: Тез. докл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 43—45.
Правдин Ф.Н. Закономерности вертикального распределения ортоптероидных насекомых (Orthopteroidea) в Адриатической части Балканского полуострова. — Энтомол. обозр., 1964а, т. 43, № 2, с. 258—267.
Правдин Ф.Н. Эндемизм и формообразовательный процесс у прямокрылых (Orthoptera) в горах Средней Азии. — Зоол. журн., 1964б, т. 43, № 12, с. 1784—1794.
Правдин Ф.Н. Закономерности экологического распределения насекомых в Юго-Западных Кызылкумах. — В кн.: Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 1965, № 4, с. 23—28.
Правдин Ф.Н. Эндемизм и формообразовательный процесс у прямокрылых (Orthoptera) в горах Средней Азии. Процесс образования подвидов у саранчовых. — В кн.: Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии. Душанбе: Дониш, 1966, с. 47—60.
Правдин Ф.Н. Новые или малоизвестные прямокрылые (Orthoptera) из Средней Азии. — Энтомол. обозр., 1969, т. 48, № 3, с. 586—592.
Правдин Ф.Н. Внутривидовая дифференциация и видообразование у насекомых. — Зоол. журн., 1970а, т. 49, № 4, с. 570—587.
Правдин Ф.Н. Основные направления микроэволюционного процесса у саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) в горах Средней Азии. — Журн. общ. биол., 1970б, т. 31, с. 236—246.
Правдин Ф.Н. Закономерности географической изменчивости прямокрылых (Orthoptera) и их эволюционное значение. — В кн.: Материалы седьмого съезда Всесоюз. энтомол. о-ва, I, Л., 1974, а, с. 109.
Правдин Ф.Н. Ортоптероидная группировка, ее структура и значение в биоценозе. — Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1974б, т. 57, с. 38—65.
Правдин Ф.Н. Формирование ортоптероидных группировок в насаждениях саксаула. — В кн.: Насекомые как компоненты биогеоциноза саксаулового леса. М.: Наука, 1975а, с. 83—94.
Правдин Ф.Н. Эндемизм и формирование фауны сверчковых (Orthoptera: Grylloidea) Средней Азии. — Журн. общ. биол., 1975б, т. 36, (6), с. 803—813.
Правдин Ф.Н. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука, 1978.
Правдин Ф.Н. Новый вид кузнечиков рода Lithoxenus B.-Bien. (Orthoptera, Tettigoniidae) из Западного Тянь-Шаня. — Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1979, т. 61, с. 11—12.
Правдин Ф.Н., Черняховский М.Е. Закономерности экологического распределения ортоптероидных насекомых (Orthopteroidea) в северо-восточной части Чаткальского хребта. — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1971, № 465, с. 3—22.
Предтеченский С.А. Материалы по изучению пустынной саранчи (Schistocerca gregaria Forsk.) в Средней Азии и Закавказье в 1929—1930 гг. — Тр. по защите раст. Энтомол., I сер., 1935а, № 11, с. 1—92.
Предтеченский С.А. Годичный цикл пустынной саранчи, ее миграции и периодичность в Персии и сопредельных странах тропической и субтропической Азии. — Тр. по защите раст., I сер., № 12, 1935б, с. 1—135.
Предтеченский С.А. Распространение и зоны вредности азиатской саранчи (Locusta migratoria L.) в СССР. — Итоги науч.-исслед. работ Всесоюз. ин-та защиты раст. за 1935 г., 1936, с. 13—15.
Пригоровский М.М. Из геологических наблюдений в Киргизской степи к югу от Мугоджарских гор. — Геол. вестн., 1915, т. 1, № 1—6, с. 1—4.
Пригоровский М.М. Геология, угленосности и водоносности Тургайского пролива Зюсса. — Пробл. сов. геол., 1935, т, 5, № 2, с. 142—151.
Проценко А.И. Вертикальная поясность в распространении прямокрылых насекомых (Orthoptera) на северных склонах Киргизского Алатау. — Докл. АН СССР, 1951, т. 77, № 5, с. 929—932.
Пудовкин А.М. Главнейшие вредные саранчовые Средней Азии. Москва; Ташкент: Объедин. гос. изд-во, 1931.
Пыльнов Е. Orthoptera Семиреченской области. Mantodea, Phasmatodea, Locustoidea и Gryllodea — Рус. энтомол. обозр., 1911, т. 11, № 3, с. 363—373.
Пыльнов Е. К фауне прямокрылых Азиатской России. — Рус. энтомол. обозр., 1914, т. 14, № 1, с. 106—110.
Пятаева А.Д. Растительность хребта Кюрендаг. — Тр. САГУ, 1956, т. 86, с. 9—75.
Радзивиловская М.А. Вредная энтомофауна вводимого в культуру изеня (Kochia prostrata). — В кн.: Экология и биология животных Узбекистана. Ташкент: Фан, 1968, с. 151—156.
Райкова И.А. Растительные ландшафты Памира. — Тр. САГУ, 1930, сер. 8-в, вып. 12.

Ранцман Е.А. Геоморфология Центральной части южного склона хребта Кунгей-Алатау. — В кн.: Вопросы геоморфологии и палеогеографии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 105—114.

Расницын А.П. Гриллоблаттиды — современные представители отряда протоблаттод (Insecta, Protoblattodea). — Докл. АН СССР, 1976, т. 228, № 2, с. 502—504.

Рейнгард А.Л. Четвертично-геологические исследования в Восточной Фергане в 1929—1930 гг. (Андижан—Ош—Узген и Кичик—Алайская долина). — Тр. Всесоюз. геол.-развед. объед. НКТП СССР, 1934, № 344, с. 1—39.

Резниченко В.В. Ледниковая группа Мустау. — Изв. Рус. геогр. о-ва, 1910 (1911), т. 46, № 1—5, с. 53—101.

Самсель Н.В. Распределение и биология видов хондриллы в песках Малые барсуки. — Бюл. МОИП. Сер. биол., 1934, т. 43, № 1, с. 112—131.

Северцов Н.А. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. — Изв. О-ва любит. естествозн., антропол., этногр., 1873, т. 8, № 2.

Семенов-Тян-Шанский А.П. Рецензия: Уваров Б. О фауне прямокрылых Закаспийского края. — Рус. энтомол. обозр., 1915, т. 15, № 3, с. 449—455.

Семенов Тян-Шанский А.П. Общий очерк фауны кожистокрылых (Dermaptera) СССР.— Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук, 1935, с. 825—830.

Семенов-Тян-Шанский А.П. Пределы и зоогеографическое подразделение Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М.; Л.: Изд-во Ан СССР, 1936.

Семенов-Тян-Шанский А.П. Основные черты истории развития альпийских фаун. — Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук, 1937, № 4, с. 1211—1222.

Середина Е.Л. Распределение прямокрылых насекомых в условиях высокогорной части Гиссарского хребта. — Биол. науки, 1973, № 11, с. 7—10.

Середина Е.Л. Особенности экологии и морфологии высокогорных видов саранчовых в Гиссарском хребте. — В кн.: Материалы седьмого съезда Всесоюз. энтомол. об-ва. Л.: 1974а, ч. 1, с. 120.

Середина Е.Л. Зависимость экологического распределения высокогорных насекомых ортоптероидного комплекса от микроклиматических условий. — В кн.: Фауна и экология животных. М.: Изд. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1974б, с. 95—114.

Середина Е.Л. К высокогорной фауне ортоптероидных насекомых (Insecta, Orthoptera) Гиссарского хребта. — Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, 1977, № 2 (67), с. 15—21.

Серкова Л.Г. Насекомые — вредители трав Бет-Пак-Далинских пастбищ. — Тр. науч.-исслед. ин-та защиты раст. КазССР, 1958, т. 4, с. 104—136.

Серкова Л.Г. К биологии и вредоносности саранчовых на летних пастбищах Сары-Аркинской степи. — Тр. науч.-исслед. ин-та защиты раст. КазССР, 1961, № 6, с. 147—157.

Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л., Недра, 1967.

Скориков А.С. К фауне мутиллид Средней Азии. — Тр. Тадж. базы АН СССР, 1935, № 5, с. 257—349.

Скворцов Ю.А. Центральные Каракумы. — Тр. САГУ, 1929, т. 12а, геогр., № 4, с. 1—80.

Скопин Н.Г. Новые и малоизвестные виды саранчовых и жесткокрылых из пустыни Бетпак-Дала. — Учен. зап. Каз. гос. ун-та им. С.М. Кирова, 1951, т. 13, № 1, с. 121—126.

Соколов Ю.А. Ташкент, ташкентцы и Россия. Ташкент: Узбекистан, 1965.

Средняя Азия. М.: Наука, 1968.

Соссюр Г. Прямокрылые (Orthoptera). — В кн.: Путешествие в Туркестан А.П. Федченко, т. 2, ч. 5. — Изв. о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., 1874, т. 11, № 4, с. 1—52.

Стебаев И.В. Фауна и экология прямокрылых насекомых Северо-Западного Прикаспия. (К био-географическому познанию ландшафтов Ергеней и Прикаспийской низменности) Автореф. дис.... канд., биол. наук. Л., 1956.

Стебаев И.В. Население прямокрылых насекомых ландшафта главного водораздела северных Ергеней. — Зоол.журн., 1957а, т. 36, № 3, с. 396—407.

Стебаев И.В. Особенности экологии насекомых в районе контакта степей и пустынь на примере прямокрылых Северо-Западного Прикаспия. — Журн.общ.биол., 1957б, т. 18, № 2, с. 137—152.

Столяров М.В. Пустынная саранча Schistocerca gregaria Forsk. (Orthoptera, Acrididae). в Туркмении летом 1962 г. — Энтомол.обозр., 1964, т. 43, № 1, с. 21—31.

Столяров М.В. Видовой состав и экологические группировки прямокрылых (Orthoptera) Бадхыза в Туркмении — Энтомол. обозр., 1965, т. 44, № 3, с. 586—594.

Столяров М.В. Видовой состав прямокрылых (Orthoptera) Кара-Калпакии и некоторые особенности их экологического распределения. — Зоол.журн., 1966а, т. 45, № 7, с. 1017—1022.
Столяров М.В. Представители рода Calliptamus Serv. (Acrididae) в Таджикистане. — Изв. АН ТаджССР, отд.биол. наук, 1966б, т. 2, с. 64—68.
Столяров М.В. Итальянская саранча Calliptamus italicus L. (Orthoptera, Acrididae) в Кара-Колпакии. — Энтомол. обозр., 1967, т. 46, № 3, с. 615—628.
Столяров М.В. Новые прямокрылые (Orthoptera) из Таджикистана. — Энтомол. обозр., 1969, т. 48, № 2, с. 315—323.
Столяров М.В. Кузнечиковые (Orthoptera, Tettigoni idea) Из Афганистана. — Зоол. журн., 1970. т. 49. № 9, с. 1349—1353.
Столяров М.В. Саранчовые трибы Calliptamini (Orthoptera: Catantopinae) в Афганистане. Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 1971, № 6, с. 16—22.
Столяров М.В. Новые данные о саранчовых (Orthoptera, Acrididae) Афганистана. — Энтмол.обозр., 1972, т. 51, № 1, с. 98—101.
Столяров М.В. Прямокрылые (Orthoptera) Советского и Афганского Бадахшана и некоторые данные для зоогеографического районирования Памира. — Зоол. журн., 1973, т. 52, № 8, с. 1173—1178.
Страхов Н.М. Историческая геология. М., 1938.
Страхов Н.М. Климатическая зональность в верхнем палеозое на северо-западе Евразии. — Сов. геология, 1945, № 6.
Страхов Н.М. Меловой период (система). — БСЭ, 1954, т. 27.
Сушкин П.П. Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии, и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. — Бюл.МОИП. Нов.сер., 1925, т. 34, с. 7—86.
Сычев М.М. Сравнительная экологическая характеристика коньков изменчивого и закавказкого из Западного Копетдага. — В кн.: Материалы 3-й зоол.конф. пединститутов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 341—343.
Сычев М.М. Экология конька закавказского Euchorhippus transcaucasicus Tarb. (Orthoptera, Acrididae) в Западном Копетдаге. — Энтомол.обозр., 1968, т. 47, № 4, с. 757—766.
Сычев М.М. Внутривидовая дифференциации Chorthippus biguttulus L. в Западном Копетдаге (к проблеме ранних стадий видообразования). — Журн.общ.биол., 1969а, т. 30, № 2, с. 191—200.
Сычев М.М. Внутривидовая дифференциация у нестадных саранчовых в условиях вертикальной зональности. (На примере видов р. Chorthippus Fieb. и р. Euchorthippus Tarb.) в Западном Копетдаге: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1969б.
Тарбинский С.П. Материалы по фауне прямокрылых Алтайской губернии. — Рус. энтомол.обозр., 1925, т. 19, № 3—4, с. 176—196.
Тарбинский С.П. К распространению прямокрылых насекомых в пределах СССР. — Защита раст., 1926, т. 3, № 2—3, с. 278—280.
Тарбинский С.П. О некоторых новых и мало известных прямокрылых насекомых из Палеарктической Азии. II. — Изв. Курсов прикл.зоол. и фитопатол., 1928, № 4, с. 51—61.
Тарбинский С.П. К познанию рода Calliptamus Serv. (Orthoptera, Acrididae). — Изв. АН СССР. Отд.физ-мат.наук, 1930, № 2, с. 177—186.
Тарбинский С.П. Обзор палеарктических видов родов Gomphocerus Thunb. и Dasyhippus Uv. (Acrididiae). — Изв.Ин-та борьбы с вредит. и болезнями сельск. и лесн. хоз-ва, 1931а, № 1, с. 127—157.
Тарбинский С.П. К распространению прямокрылых насекомых в пределах СССР. III — Изв. Ин-та борьбы с вредит. и болезнями сельск. и лесн.хоз-ва, 1931б, № 1, с. 159—164.
Тарбинский С.П. Азиатские виды рода Ramburiella Bol. — Изв. Ин-та борьбы с вредит. и болезнями сельск. и лесн.хоз-ва, 1931в, № 1, с. 165—170.
Тарбинский С.П. Материалы к познанию прямокрылых насекомых СССР. — Изв. Ин-та борьбы с вредит. и болезнями сельск. и лесн. хоз-ва, 1932, № 2, с. 181—205.
Тарбинский С.П. Прыгающие прямокрылые насекомые Азербайджанской ССР. М., Л., 1940.
Тарбинский Серафим П. Новые данные по фауне прямокрылых и кожистокрылых насекомых Киргизии. — Учен.зап.биол.почв.ф-та Кирг.гос.ун-та. Зоология, 1955, № 5, с. 175—182.
Тарбинский Серафим П. Сибирская кобылка — вредитель высокогорных пастбищ центрального Тянь-Шаня. Фрунзе: Ылым, 1964.
Токгаев Т.Б. Материалы к биологии марокккской саранчи. — Изв. АН ТССР, 1958, № 6, с. 48—54.

Токгаев Т.Б. Вспышки массового размножения марокккской саранчи в предгорных районах Туркменской ССР и их причины. — В кн.: Четвертый съезд Всесоюз. энтомол. о-ва: Тез. докл., 2, 1959, с. 91—92.
Токгаев Т.Б. Распространение и местообитание марокккской саранчи в Южной Туркмении. — Изв. АН ТССР. Сер. биол., 1960, № 5, с. 59—65.
Токгаев Т.Б. Марокккская саранча в Туркмении (биология, распространение, обоснование мер борьбы) — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1963.
Токгаев Т.Б. Саранчовые (Orthoptera, Acrididae) низовий Мургаба. — В кн.: Насекомые низовий Мургаба. Ашхабад, 1965: с. 11—27.
Токгаев Е.Б. Марокккская саранча в Туркмении (биология, распространение и обоснование мер борьбы с ней) . Ашхабад: Туркменистан, 1966а.
Токгаев Т.Б. Фауна и хозяйственное значение прямокрылых (Tettigonioidea, Acridoidea) Бадхыза. — Изв. АН ТССР. Сер.биол., 1966б, № 3, с. 75—80.
Токгаев Т.Б. Фауна и закономерности распределения прямокрылых (Tettigonioidea, Acridoidea) Западного Копетдага. — Изв. АН ТССР. Сер.биол., 1968а, № 5, с. 68—75.
Токгаев Т.Б. К биологии большой саксуальной горбатки в пустыне Каракумы. — Проблемы освоения пустынь, 1968б, № 5, с. 54—58.
Токгаев Т.Б. Фауна и экологические группировки саранчовых Центрального Копетдага. — В кн.: Насекомые Южной Туркмении. Ашхабад: Илым, 1972, с. 18—27.
Токгаев Т.Б. Фауна и экология саранчовых Туркмении. Ашхабад: Илым, 1973.
Токгаев Т.Б. К экологии обыкновенной летуньи Aiolopus thalassinus Fabr. (Orthoptera, Acrididae) в Туркмении. — В кн.: Материалы Седьмого съезда Всесоюз.энтомол.об-ва, ч. 1, Л., 1974а, с. 135.
Токгаев Т.Б. Фауна и экология кузнечиковых (Orthoptera, Tettigonioidea) Туркмении. — Тр.Всесоюз.энтомол.о-ва, 1974б, т. 57, с. 123—130.
Токгаев Т.Б. Фауна и экология прямокрылых Туркмении. Автореф. дис.д-ра биол.наук, Ашхабад, 1975.
Токгаев Т. Вредные прямокрылые Туркменистана и биологические обоснования мер борьбы с ними. Ашхабад: Илым, 1977.
Токгаев Т.Б., Даричева М.А., Фурсова М.Ф., Непесова М.Т. Насекомые — вредители растений юга Центральных Каракумов и меры борьбы с ними. Ашхабад: Ылым, 1967.
Токгаев Т.Б., Ягдыев А. Пустынная саранча — Schistocerca gregaria (Forsk.) в Туркменской ССР. — Изв. АН ТССР. Сер. биол., 1965, № 6, с. 93—95.
Тугаринов А. О происхождении арктической фауны. — Природа, 1929, № 7—8, с. 653—680.
Тугаринов А. Опыт истории арктической фауны Евразии. — Тр.II Междунар. конф. изуч. четв. пер. Евр., 1934, 2, с. 55—65.
Уваров Б.П. Материалы по фауне Orthoptera Уральской области. — Тр.Рус.энтомол. о-ва, 1910, т. 39, с. 359—390.
Уваров Б.П. К фауне прямокрылых Киргизской степи. — Рус.энтомол.обозр., 1911, т. 11, с. 425—429.
Уваров Б.П. К фауне прямокрылых Туркестана. — Рус.энтомол.обозр., 1912, т. 12, № 2, с. 207—215.
Уваров Б.П. Материалы по фауне прямокрылых Средней Азии. — Рус.энтомол. обозр., 1914, т. 14, № 1—2, с. 217—234.
Уваров Б.П. Саранчовые Средней Азии. Ташкент: Узб.опытной станции защиты раст., 1927.
Уваров Б.П. Пустынная саранча (Schistocerca gregaria Forsk.). М.: Гостехиздат, 1929.
Умнов М.П. Шистоцерка в Туркмении. — Защита раст. от вредит. и болезней, 1958, № 5, с. 41.
Федоров П.В. О стратиграфическом расчленении каспийских четвертичных отложений. — Докл. АН СССР. Нов. сер., 1952, т. 95, № 1.
Федорович Б.А. Материалы по морфологии Каракумов. Каракумы. Результаты экспедиций 1928 и 1929 гг. — В кн.: Материалы комис. экспед. исслед. АН СССР. Сер.Туркменская, 1930, № 20, с. 257—297.
Федорович Б.А. Геоморфология Унгуза (от бугров Кырк-джульба до Амударьи) Каракумы, сб. 4. Результаты экспедиции 1930 г. — Тр. СОПС. Сер.Туркменская, 1934, № 8, с. 52—139.
Федорович Б.А. Успехи песковедения со времен путешествий В.А. Обручева. — В кн.: Вопросы геоморфологии и палеогеографии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 115—155.
Федотова—Середина Е.Л., Черняховский М.Е. Материалы по экологии видов Conophyma Zug. (Orthoptera, Acridoidea) в Чаткальском и Гиссарском хребтах. — В кн.: Фауна и экология беспозвоночных животных. М. Изд-во МГПИ, 1978, с. 111—133.

Федченко А.П. В Коканском ханстве. — В кн.: Путешествие в Туркестан А.П. Федченко, т. 1, ч. 1. — Изв. о-ва любит.естествозн., антропол. и этногр., 1875, т. II, № 7, с. 1—160.
Федченко Б.А. Растительность Туркестана. Иллюстрированное пособие для определения растений, дикорстущих в Туркестанском крае и Киргизских степях. Пг., 1915.
Цукерман Е.А. Азиатская саранча в Сырдарьинском гнездилище и принципы построения мероприятий по борьбе с ней: Афтореф.дис. ... канд.биол.наук, 1960а.
Цукерман Е.А. Сырдарьинское гнездилище азиатской саранчи (Licusta migratoria migratoria L.) и его особенности. — Энтомол. обозр., 1960б. т. 39, № 1, с. 59—69.
Цыпленков Е.П. Саранчовые (Orthoptera, Acrididae) Синьцзяна. — Энтомол.обозр., 1960, т. 39, № 3, с. 610—616.
Цыпленков Е.П. О прогнозе залета стай пустынной саранчи в СССР. — Тр.Всесоюз.ин-та защиты раст., 1963, т. 18, с. 244—250.
Цыпленков Е.П. Очаги марокккской саранчи на границе СССР и Ирана. — Защита раст., 1967, № 1, с. 55.
Цыпленков Е.П. Саранчовые (Orthoptera, Acrididae) гор Уч-Каинды в юго-восточном Казахстане. — Тр. Каз. н.-и. ин-та защиты раст., 1968, т. 10, с. 70—71.
Черняховский М.Е. Экология горного саранчового (Gomphomastax clavata plotnikovi C. Bol. (Orthoptera, Eumastacidae). Энтомол.обозр., 1967, т. 46, № 4, с. 769—777.
Черняховский М.Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. — Автореф. дис. ... канд.биол.наук. М., 1968.
Черняховский М.Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. — Уч.зап. Моск.гос.пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1970, № 394, с. 47—63.
Черняховский М.Е. Экологическое распределение ортоптероидных насекомых в Репетекском заповеднике. — В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов, Ашхабад: Ылым, 1972, с. 79—86.
Черняховский М.Е. Происхождение темнобионтов как жизненной формы саранчовых. — В кн.: Материалы седьмого съезда Всесоюз.энтомол.о-ва. Л., 1974, с. 144—145.
Черняховский М.Е. К экологии саранчовых на Памире. — Биологич.науки, 1976, № 5, с. 38—41.
Черский И.Д. О геологическом строении местности около озера Байкал. — Тр. СПб. о-ва естествоисп., 1886, т. 17, № 1, с. 51—58.
Четыркина И.А. Распространение и зоны вредности пруса (Calliptamus italicus L.) в Казахстане. — Итоги науч.-исслед.работ. Всесоюз.ин-та защиты раст. за 1935 г., 1936, с. 20—22.
Четыркина И.А. Прус или итальянская саранча Calliptamus italicus L.) в Восточном Казахстане. — Тр.Всесоюз.энтомол.о-ва, 1958, т. 46, с. 5—67.
Чогсомжав Л. Саранчовые (Acridoidea) и кузнечиковые (Tettigonioidea) Монгольской Народной Республики. — В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1972, вып. 1, с. 151—198.
Чогсомжав Л. К вопросу зоогеографии котловины Больших озер и Гоби. — В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1974а, вып. 2, с. 10—13.
Чогсомжав Л. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea) Западной и Южной Монголии. — В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1974б, вып. 2, с. 23—33.
Чогсомжав Л. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea), собранные энтомологическим отрядом Монгольско-советской комплексной биологической экспедиции в 1971 г. — В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1975, вып. 3, с. 33—47.
Чогсомжав Л. Ортоптероидные насекомые Гоби. — В кн.: Насекомые Монголии, Л.: Наука, 1977, вып. 5, с. 83—92.
Чупахин В.М. Физическая география Тянь-Шаня, Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1964.
Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых. — Тр.Палеонтол. ин-та АН СССР, 1968, т. 118.
Шульц С.С. Геологическое описание маршрута вдоль Тянь-Шаня из Оша в Каракол. — Тр.Тадж. -Памир. экспед., 1934 г., 1936, т. 38, с. 3—134.
Шумаков Е.М. Виды и подвиды саранчовых рода Asiotmethis Uv. (Orthoptera, Acrididae) и их географическое распространение. — Энтомол.обозр., 1949, т.30, № 3—4, с. 321—325.
Шумаков Е.М. Саранчовые Афганистана и Ирана. — Тр.Всесоюз.энтомол.о-ва, 1963, т.49, с. 3—248.
Щелкановцев Я.П. Прямокрылые, собранные Балхашской экспедицией в 1903 г. на берегу Балхаша и реки Или. — Ежегод. Зоол. музея АН, 1907, т. 12, с. 373—387.
Щербиновский Н.С. Пустынная саранча шистоцерка. Проблема защиты южных территорий СССР от вторжения стай шистоцерки. М.: Сельхозгиз, 1952.

Щербиновский Н.С. Залеты саранчи-шистоцерки в республики Средней Азии в XX в. — Пятое совещание Всесоюз.энтомол.о-ва: Тез.докл.М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 134—135.
Щукин И.С. Общая геоморфология. Изд-во МГУ, 1960. Т. 1.
Эргашев Н.Э. Степной сверчок и меры борьбы с ним. — В кн.: Вопросы экологии и физиологии вредных и полезных животных Узбекистана. Ташкент: Наука, 1965, с. 94—98.
Эргашев Н.Э. Новые данные о фауне сверчков Узбекистана. — Докл. АН УзбССР, 1966а, № 3, с. 53—54.
Эргашев Н.Э. К биологии двупятнистого сверчка в условиях Узбекистана. — Узб.биол.журн., 1966б, № 2, с. 58—61.
Эргашев Н.Э. Сверчковые насекомые Узбекистана (состав, биология, экология, вредоносность и экологические основы мер борьбы) Автореф. дис. канд. биол. наук. Ташкент, 1966б.
Эргашев Н.Э. К биологии степного сверчка в условиях Узбекистана. — В кн.: Полезные и вредные беспозвоночные животные Узбекистана. Ташкент: Фан, 1967, с. 44—50.
Эргашев Н. К фауне сверчковых (Grilloidea) Узбекистана. — В кн.: Экология насекомых Узбекистана и научные основы борьбы с вредными видами. Ташкент: Фан, 1968, с. 58—64.
Эргашев Н.Э. К биологии бордосского сверчка. — В кн.: Экология и биология животных Узбекистана. Ташкент: Фан, 1969, с. 168—174.
Эргашев Н.Э. Зоогеографический анализ фауны прямокрылых Каршинской степи. — Узб.биол.журн., 1971, № 6, с. 42—44.
Эргашев Н.Э. Новые данные о малоизвестных видах сверчковых Узбекистана. — Докл. АН УзбССР, 1972, № 2, с. 60—61.
Эргашев Н. К биологии кузнечика Semenoviana plotnikovi Uv. (Orthoptera). — В кн.: Материалы Седьмого съезда Всесоюз.энтомол. о-ва. Л., 2, 1974, с. 186.
Ягдыев А. Численность и распределение саранчовых в Ашхабаде и его окрестностях. — Тр. V-й науч.конф.студентов Средней Азии и Казахстана, 1960, с. 263—269.
Якобсон Г.Г., Бианки В.Л. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб.: Изд-во А.Ф. Девриена, 1905.
Ямнов А.А., Кунин В.М. Некоторые теоретические итоги новейших исследований в области палеогеографии и геоморфологии. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1953, № 3.
Яхонтов В.В. Вредители с. -х. растений и продуктов Средней Азии и борьба с ними, Ташкент, 1953.
Яхонтов В.В., Давлетшина А.Г. Фауна саранчовых древней дельты Амударьи. — Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзССР. Энтомол.сб., 1956, т.6, с. 17—29.
Яхонтов В.В., Давлетшина А.Г., Васенкова В.М., Коршин П.Н. Типичные и массовые насекомые Голодной степи. — В кн.: Животный мир Голодной степи. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962, с. 41—109.
Adelung N. Ueber einige bemerkenswerte Orthopteren aus dem palaearktischen Asien. — Труды Рус. энтомол. о-ва, 1910, т. 39, с. 328—358.
Ander K. Die boreoalpinen Orthopteren Europas. — Opusc. entomol. Soc. Lund, 1949, Bd, 14, S. 89—104.
Arldt Th. Handbuch der Palaeogeographie. I. Leipzig, 1919.
Balfour B. The island of Socotra and its recent revelations. — Proc. Meet. Memb. Roy. Inst. Gr. Brit., 1883, vol. 10, p. 296—314.
Bancroft H. A contribution to the geological history of the Dipterocarpaceae. — Geol. fören. i Stockholm förhandl., 1933, Bd. 15, N 329, p. 59—100.
Becker A. Reise nach Krasnowodsk und Daghestan. — Bull. Soc. Nat. Moscou, 1878, vol. 53, p. 125.
Bey-Bienko G.I. Two new Acrididae from the neighbourhood of Lake Zaisan. — Eos, 1929a, tomo 5, N 1, p. 119—122.
Bey-Bienko G. Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung der Orthopteren im Asiatischen Russland. — Zool. Anz., 1929b, Bd. 81, S. 65—72.
Bey-Bienko G. Orthoptera palaearctica critica. XI. The group Chrysochraontes (Acrid.). — Eos, 1932, tomo 8, N 1, p. 43—92.
Bey-Bienko G. Records and descriptions of some Orthoptera from USSR. — Bol. Real Soc. Españ. hist. natur., 1933, tomo 33, p. 317—341.
Bey-Bienko G. On some new or interesting Tettigoniidae and Acrididae (Orthoptera) from Central Asia. — Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 10, 1936, vol. 18, p. 289—309.
Bey-Bienko G. Descriptions of two new species of Orthoptera from Central Asia. — Proc. Roy. Entomol. Soc. London. (B), 1947, pt 1/2, p. 23—25.
Bey-Bienko G. The principle of change of stations and the problem of initial divergence of species. — Proc. XV Intern. Congr. Zool. London, 1958, London, 1959, p. 133—135.

Bey-Bienko G.J., Richter W. Acridoidea aus Iran (Orthoptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., 1960, N 1, S. 1–19.
Bhowmik H.K. On the new record of the genus Tartarogryllus Tarbinskii and the desctription of Velarifictorus andamanensis (B.H.) from India. — Rec. Zool. Surv. India, 1977, N 1–4, p. 363–366.
Blanckenhorn M. Syrien, Arabien und Mesopotamien: Handbuch der regionalen Geologie. Heidelberg, 1914.
Blackith R.E. Clues to the mesozoic evolution of the Eumastacidae. — Acrida, 1973, N 2, p. 5–43.
Brooks C.E.P. Climata through the ages: A study of the climatic factors and their variations. New Haven, 1928.
Brancsik C. Additamenta ad faunam provinciae Russiae asiaticae Transcaspia. — Jahresh. Naturw. Ver. Trencsen. Comit., 1899, Bd. 21–22, S. 133–134.
Buxton P.A., Uvarov B.P. A contribution to our knowledge of Orthoptera of Palestine. — Bull. Soc. Entomol. Egypte, 1924, Le Cair, p. 167–214.
Čejchan A. A contribution to the knowledge of the Acridoidea of Central Asia (Orthoptera). — Acta Entomol. Museum Nat., Pragae, 1961, vol. 34, N 572, p. 13–20.
Čejchan A. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. Tettigonioidea, Orth. — Acta Mus. Morav., 1969a, vol. 54, p. 221–228.
Čejchan A. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. Acridoidea, Orth. — Acta Mus. Morav., 1969b, vol. 54, p. 229–276.
Chopard L. Gryllides. Orthopterorum catalogus, 1967, pars 10, p. 1–212; 1968, pars 12, p. 213–500.
Descamps M. Notes sur le genre Euchorthippus (Orthoptera, Acrididae), sa repartition dans le Vaucluse et les departments adjacents. — Ann. Soc. entomol. France. NS., 1968, vol. 4, N 1, p. 5–25.
Descamps M. Etude des ecosystèmes guyanais III — Acridomorpha dendrophiles [Orthoptera Caelifera]. — Ibid., 1978, vol. 14, N 3, p. 301–349.
Diels L. Pflanzengeographie. 2. Aufl. Berlin; Leipzig, 1918.
Dirsh V.M. Studies on Orthoptera from Turkestan and Persia. — Bol. Real. Soc. Españ. hist. natur., 1927, 27, p. 7–69.
Dirsh V.M. Revision of western palaearctic species of the genus Acrida Linne (Orthoptera, Acrididae). Eos, 1949, tomo 25, p. 15–47.
Dirsh V.M. Revision of the group Truxalis Fabr. (Orthoptera, Acrididae). — Eos, 1951, tomo extraord., p. 119–248.
Dirsh V.M. Revision of species of the genus Acrida Linne (Orthoptera, Acrididae). — Bull. Soc. Fonach. Entomol., 1954, vol. 38, p. 107–160.
Dirsh V.M. Revision of the genus Eyprepocnemis Fieber, 1853 (Orthoptera: Acridoidea). — Proc. Roy. Entomol. Soc. London (B), 1958, vol. 27, pt 3/4, p. 33–45.
Dirsh V.M. The African genera of Acrodoidea. L.: Cambridge Univ. Press, 1965.
Dirsh V.M. Genus Schictocerca (Acridomorpha, Insecta). Ser. entomologica. The Hague: W. Junk, 1974. vol. 10.
Dirsh V.M., Uvarov B.P. Tree locusts of the genus Anacridium (Orthoptera, Acrididae). — Eos, 1953, tomo 29, p. 7–69.
Du Toit A.E. A geological comparison of South American with South Africa. — Carnegie Inst. Wash. Publ., 1927, N 381, p. 1–128.
Engler A. Über die geographische Verbreitung der Zygophyllaceen in Verhöltniss zu ihrer sistematischen Gliederung. — Abh. König. Akad. Wissensch. Berlin, phys.-math. Cl. phys., 1896, Abh. II, S. 1–36.
Engler A. Über die Florenelemente des tropischen Afrika und Grundzüge der Entwicklung seiner Flora. — Sitzungsber. König. Preuss. Akad. Wissensch., Sitz. phys. math. Cl., 1910, Bd. 46, S. 929.
Eversmann E. Orthoptera Volgo-Uralensia, oder die in den Gegenden östlich von der Wolga und dem Uralfluss, südlich bis zum Aralsee und dem Sir-Darja bis jetzt aufgefundenen Geradflügler. — Bull. Soc. Nat. Moscou, 1859, vol. 32, N 1, p. 121–146.
Ficker H. Kälte und Wärmewellen in Nordrussland und Asien. — Meteorol. Ztschr., 1912, Bd. 29, N 8, S. 378–383.
Fischer Th. Studien uber das Klima der Mittelmeerländer. — In: Dr. Petermann's Mitteilungen aus Justus Perthes' Geographische Anstalt. 1879. Ergänzungshand 13, N 58, S. 1–63.
Friederichsen M. Die heutige Vergletscherung des Khan-Tengri—Massives und die Spuren einer diluvialen Eiszeit in Tiän-Schan. — Ztschr. Gletscherk. Eiszeitforsch. und Gesch. Klimas, 1908, Bd. 2, N 4, S. 241–270.
Götz W. Beitrag zur Kenntnis einiger Roeseliana—Formen der Gattung Metrioptera (Orthoptera, Tettigoniidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1969, Bd. 45, N 1, S. 157–177.
Günther K.K. Das Genus Neotridactylus Günther, 1972 (Tridactylidae, Saltatoria, Insecta). —Ibid., 1975, Bd. 51, N 2, S. 305–365.

Harz K. Zur Rassenfrage der Wanderheuschrecke Locusta migratoria migratorie L. in Europa. — Mitt. Münch. entomol. Ges., 1962, Bd. 52, S. 39—84.
Harz K. Eine neue Oedipoda-Art aus der Sowiet Union. — Articulata, 1978, Bd. 1, N 8, S. 58—59.
Hollis D. A revision of the genus Aiolopus Fieber (Orthoptera: Acridoidea). — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Entomol., 1968, vol. 22, N 7, p. 309—355.
Hollis D. A preliminary revision of the genus Oxya Audinet-Serville (Orthoptera: Acridoidea). — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Entomol., 1971, vol. 26, N 7, p. 269—343.
Ikonnikov N. Bietrag zur Kenntnis der Orthopterenfauna Russlands. — Русск. энтомол. обозр., 1911, Т. 11, N 1, с. 96—100.
Jago N.D. A revision of the genus Calliptamus Serville (Orthoptera: Acrididae). — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Entomol., 1963, vol. 13, N 9, p. 289—350.
Jago N.D. Revision of the genus Ochrilidia Stål., 1873, with comments of the genera Sporobolius Uvarov, 1941 and Platypternodes I. Bolivar, 1908 (Orchoptera, Acrididae, Gomphocerinae). — Acrida, 1977, t. 6, N 3, p. 163—217.
Jago N.D., Antoniou A., Scott P. Laboratory evidense showing the separat species status of Schistocerca gregaria, americana and cancellata (Acrididae, Cyrtacanthacridinae). — Syst. Entomol., 1979, vol. 4, N 2, p. 133—142.
Jardine N., Kenzie D. Continental drift and the dispersal and evolution of organism. — Nature, 1972, N 235, p. 20—22.
Johnston H.B. Annotated Catalogue of African Grasshoppers. L.: Cambridge Univ. Press, 1956.
Kaltenbach A. Zur systematik und Verbreitung der Raubheuschrecken (Tettigoniidae-Saginae), insbesondere der europäischen Arten der Gattung Saga Charpentier. — Ztschr. Arbeitsgemeinsch. Österr. Entomol., 1964, Bd. 16, N 1—3, S. 68—82.
Kaltenbach A. Unterlagen für eine Monographie der Saginae. I. Supperrevision der Gattung Saga Charpentier (Saltatoria: Tettigoniidae). — Beitr. Entomol., 1967, Bd, 17, N 1/2, S. 3—107.
Karabag T. The Orthoptera Fauna of Turkey: A synonymic and distributional Catalogue of Turkish Orthoptera. — Ancara Univ. Fen. Fak. Yayinlari 81 (Zool. 4), 1958, p. 1—198.
Karabag T. Revision of Drymadusa Stein and related genera (Orthoptera: Tettigoniidae). — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Entomol., 1961, vol. 11, N 1, p. 1—41.
Karny H.H. Orthoptera. Fam. Gryllacrididae. Subfamiliae Omnes. — In: Genera Insectorum, fasc. 206, Bruxelles, 1937.
Kevan D.K.McE. A study of the genus Chrotogonus Audinet-Serville, 1839 (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). VI. The history and biogeography of the Chrotogonini. — Publ. cult. Co. Diam. Angola, Lisboa, 1959, vol. 43, p. 201—246.
Kevan D.K.McE., Akbar S.S. The Pyrgomorphidae (Orthoptera: Acridoidea). Their sistematics, tribal divisions and distribution. — Canad. Entomol., 1964, vol. 96, N 12, p. 1505—1536.
Kittary M. Orthoptere observes dans les steppes des Kirghises par la prof. P. Wagner et le Dr. Kittary en 1846. — Bull. Soc. Nat. Moscou, 1849, vol. 22, p. 437—479.
Kober L. Der Bau der Erde. B., 1921.
Kolbe H. Tiergeographie und Morphologie, neue Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiergattungen. — Zool. Anz., 1928, Bd. 77, N 9/10, S. 195—209.
Koppen W., Wegener A. Die Klimate der geologischen Vorzeit. B., 1924.
Kozhantschikov I.W. Die Verbreitung der arktischen Agrotinen und die genetische Untersuchung dieser Fauna. — Zool. Anz., 1934, Bd. 108, N 5/6, S. 113—118.
Kräusel R., Stromer E. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E Stromer in der wüsten Ägyptens. IV. Die fossilen Floren Ägyptens. — Abh. Bayer. Akad. wissensch. Math.-natur. Abt., 1924, Bd. 30, N 2, S. 1—48.
Kreichgauer D. Die Äquatorfrage in der Geologie. Steyl. 1902.
Krenkel E. Geologie Afrikas. B. Berlin, 1925. Teil I — Geologie der Erde.
Kusnezov N.J. Some new American elements in the fauna of Lepidoptera of teh Polar Europe. — Докл. АН СССР. Сер. А, 1925, p. 119—122.
Kusnezov N.J. The origin of the lepidopterous fauna of the Arctic Eurasia. — Arctica, 1935, III, p. 115—138.
Kuthy D. Insecta heptapotamica a dd. Almázy et Stummer—Trauenfels collecta. II. Orthoptera. — Ann. Mus. natur. Hung., 1905, v. 3, p. 215—218.
La Greca M. Significato biogeografico di ripartizioni disgiunte in Ortotteri non montani d'Italia. — Arch. bot. et biogeogr. ital. Ser. 4a, 1956, vol. 32, N 4, p. 113—129.
Machatschek F. Über einige Ergebnisse neuerer geographischer Forschung im Tian-Schan. — Dtsch. Rdsch. Geogr., 1912, Bd. 34, S. 241—248.
Marloth R. Das Kapland, inbesonderheith das Reich der Kapflora, das Walgebiet und die Karroo, Pflanzengeographisch dargestellt. — In: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deut-

schen Tiefsee–Expedition auf dem Dampfer "Valdizia", 1898–1899, Jena 1908, Bd. II, Teil 3.
Martynov A.V. To the knowledge of fossil insects from Jurassic beds in Turkestan. – Изв. Рос. Акад. наук, 1925, с. 569–592.
Miram E. Die Arten der Gattung Glyphonotus Redt. (Orth. Tettigoniidae). – Русск. энтомол. обозр., 1925, т. 19, с. 97–104.
Miram E. Beitrag zur Kenntnis der Orthopteren Transkaspiens. – Докл. АН СССР. Сер. А, 1930, т. 9, с. 217–222.
Miram E. Dermaptera, Blattodea, Orthoptera. – Труды Памирской экспедиции 1928 г. 1931, вып. 8, зоол., с. 65–75.
Miram E. Zur Kenntnis der subf. Bothriophylacinae nom. sov. (=Philobothrinae Miram, 1930) (Orthoptera, Gryllodea). – Konowia, 1934, Bd. 13, H. 4, S. 292–293.
Miram E. Beiträge zur näheren Kenntnis der Arten der Gattung Glyphonotus Redt. (Tettigoniidae, Orthoptera). – Ibid., 1935, Bd. 14, H. 3, S. 256–267.
Mistshenko L. Revision of Palaearctic species of the genus Sphingonotus Fieb. (Orth., Acrid.). – Eos, 1936, tomo 12, p. 65–282.
Mistshenko L. A contribution to the fauna of Dermaptera, Mantodea and Orthoptera in South Kirghistan (USSR) and Kashgaria (China). – Ann. Mag. natur. hist. Ser. 10, 1937a, vol. 20, p. 87–92.
Mistshenko L. Two new species of Acridoidea (Orth.) from Tadjik SSR (from E. Bokhara). – Konowia, 1937b, Bd. 16, H. 2, 130–136.
Mistshenko L. A new species of the genus Conophyma Zub. (Orthoptera, Acrididae) from British Baluchistan. – Proc. Roy. Entomol. Soc. London, B, 1946, v. 15, pt 1/2, p. 13–17.
Mistshenko L. The genus Cophaphonus Tarbinskij (Orthoptera, Gryllidae). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London. (B), 1947, vol. 16, pt 1/2, p. 16–20.
Molengraaff C.A.F. Modern deep-sea research in the East India Archipelago. – Geogr. J., 1921, vol. 57, N 2, p. 95–121.
Noth L. Geologische Untersuchungen im nordwestlichen Pamir–Gebiet. und mittleren Transalai: Wissensch. Ergebn. Alai-Pamir Exped. 1928, Bd. II. Berlin, 1932, Teil. II.
Ostroumoff A. Eine neue Art aus der Fam. Acrididae. – Zool. Anz., 1881, Bd. 4, S. 597.
Pongrácz A. Die fossilen Insecten von Ungarn, mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der europäischen Insecten-fauna. – Ann. Hist.-nat. Mus. natur. Hung., 1928, Bd. 25, S. 91–194.
Poppius B. Die Coleopteren des arktischen Gebietes. – Fauna Arctica, 1910, Bd. 5, S. 289–447.
Popov G. Some new iranian Acrididae (Orthoptera). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 1951, vol. 20, pt 9/10, p. 110–120.
Pravdin F.N. The formation of subspecies of Acridoidea (Orthoptera) in the mountains of Middle Asia. – Beitr. Entomol., 1969, Bd. 19, N 3–6, S. 647–657.
Ragge D.R. A revision of the genera Phaneroptera Serville and Nephoptera Uvarov (Orthoptera: Tettigoniidae), with conclusions of zoogeographical and evolutionary interest. – Proc. Zool. Soc. London, 1956, vol. 127, p. 205–283.
Ragge D.R. A revision of the genus Tyiopsis Fieber (Orthoptera: Tettigoniidae). – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Entomol., 1964, vol. 15, N 9, p. 297–322.
Ramme W. Neue und wenig bekannte europäische und asiatische Orthopteren (Acrid. Tettigon.). – Dtsch. Entomol. Ztschr., 1926, H. 4, S. 273–289.
Ramme W. Dermaptera und Orthoptera. Entomologische Ergebnisse der Deutsch-Russischen Alai-Pamir Expedition, 1928 (I.) – Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1930, Bd. 16, H. 2, S. 209–214.
Ramme W. Dermaptera und Orthoptera II (Nachtrag.) Entomologische Ergebnisse der Deutsch-Russischen Alai-Pamir-Expedition 1928 (III). – Dtsch. Entomol. Ztschr., 1933–1934, H. 2/3, S. 175.
Ramme W. Beiträge zur Kenntnis der palaearktischen Orthopteren-fauna (Tettig. u. Acrid.) III. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1939, Bd, 24, H. 1, S. 4–150.
Ramme W. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost Europa und Vorderasien. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1951, Bd. 27, S. 1–431.
Redtenbacher I. Beitrag zur Orthopterenfauna von Turkmenien. – Wien. Entomol. Ztg., 1889, Bd. 8, H. 1, S. 23–32.
Reinig W. Enomologische Ergebnisse der Deutsch-Russischen Alai-Pamir-Expedition 1928 (I). 1. Allgemeines. – Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1930, Bd. 16, H. 2, S. 185–208.
Reinig W.F. Die Holarktis: Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zircumpolaren Faunen und Florengebiete. Jena, 1937.
Salfi M. Revision du genre Planypterna Fieb. – Eos, 1931, tomo 7, p. 255–347.
Saussure H. Melanges orthoptérlogiques III Gryllides. – Mem. Soc. phys. et hist. natur. Genève, 1976–1977, vol. 25, N 1, 2 p. 1–704.

Saussure H. Specilegia entomologica genavensis. 2. Triba des Pamphagiens. Genève, 1887, S. 1–94.
Schulz A. Landeskundliche Forschungen im Pamir. – Abh. Hamburg. Kolonialinst., 1916, Bd. 33, S. 1–236.
Schuster J. Über Nicolien und Nicolien ähnliche Hölzer. – Kgl. sven. vetenskapsakad. handl., 1910, Vol. 45, N 6, S. 1–18.
Seward A.C. Plant life through the ages: A geological and botanical retrospect. Cambridge, 1931.
Simpson G.G. Past climates. – Nature, 1929, vol. 124, N 3139, p. 988–991.
Sjöstedt J. Acridiodea Australica: Monographie der bisher von Autsralien bekannten Heuschrecken mit kurzen Fühlern. – Kgl. sven. vetenskapsakad. handl., 1921, Bd. 62, N 3, s. 1–318.
Sjöstedt J. Revision der Australischen Acridiodeen. 2. Monographie. – Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 3. Ser., 1935, Bd. 15, N 2, s. 1–191.
Skorikow A. Die Himmelfauna Turkestans und ihre Beziehungen zur Zentralasiatischen Fauna (Hymenoptera, Bombidae). – Труды Памирской экспедиции, 1928 г., 1931, вып. 8, зоол., с. 65–75.
Suess E. Das Antlitz der Erde. Prag. etc., 1901, Bd. III, 1.
Suess E. Das Antlitz der Erde. Prag etc., 1909. Bd. III, 2.
Steinmann H. Some new tetrigid species and subspecies from Asia (Orthoptera: Tetrigidae). Acta zool. Acad. sci. hung., 1964, vol. 10, fasc. 3–4. p. 457–468.
Steinmann H. New Oedaleus Fieb., and Bryodema Fieb. (Orth.) species from Central and East Asia. – Ann. hist. Hung., 1965a, vol. 57, p. 223–228.
Steinmann H. The Oedipodinae (Orth.) of Western, Central and East Asia. – Fol. entomol. Hung., 1965b, vol. 18, p. 93–122.
Steinmann H. New Oedipoda Latr. species and subspecies from Central and West Asia. – Reichenbachia, 1965c, vol. 18, p. 1–3.
Steinmann H. New Chrotogonus Serv. species from East and Central Asia (Orthoptera – Acrididae). – Sb. entomol. odd. Narodn. Mus. Praze, 1965d, vol. 36, p. 293–302.
Steinmann H. The Genus Sphingonotus Fieb. (Orthoptera) in Kazakhstan (USSR). – Ann. Zool., 1968, vol. 26, N 10, p. 281–296.
Stshelkanovtzev I.P. Zur Kenntnis der gattung Bergiola, nom. n. (Bergiella Stshelkan. 1907) (Orthoptera, Decticidae). – Русск. энтомол. обозр., 1910, т. 10, № 1–2, с. 50–52.
Tarbinsky S.P. Zur Kenntnis der Gattung Chorthippus Fieb. (Orth. Acrididae). – Konowia, 1925, Bd. 4, S. 135–140.
Tarbinsky S.P. Some Orthoptera from Pamir and adjacent countries. – Ann. Mag. Natur. Hist., Ser. 9, 1926, v. 17, p. 83–96.
Tarbinsky S.P. On some new and little-known Orthoptera from Palaearctic Asia. – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 9, 1927a, v. 20, p. 489–502.
Tarbinsky S.P. New Asiatic grasshoppers of the genus Chorthippus Fieb. – Konowia, 1927b, Bd. 6, S. 202–206.
Tarbinsky S.P. To the distribution of Orthopterous insects in USSR. II. – Ibid., 1927c, Bd. 6, S. 206–209.
Tarbinsky S.P. On some new and little-known Orthoptera from Palaearctic Asia. III. – Ibid., 1930a, Bd. 9, N 3, S. 177–190.
Tarbinsky S.P. Neue und wenig bekannte Orthopteren des paläarktischen Asiens. IV. – Zool. Anz., 1930b, Bd. 91, N 9–12, S. 324–336.
Tarbinsky S.P. Eine neue Conophyma-Art. (Acrididae, Catantopinae) aus Mittel-Asien. Entomol. Anz., 1931, Bd. II, N 23, S. 459–461.
Tarling D.H. Another Gondwanaland. – Nature, 1972, vol. 238, N 5359, p. 92–93.
Umnov N. Neue Arten der Gattung Chorthippus Fieb. aus dem Zentral-Tjan-Schan. – Entomol. Nachrichtenbl., 1930a, Bd. 3, S. 68–71.
Umnov N. Eine neue Heuschrecken-Gattung und Art aus dem Hochgebirge von Mittel-Asien. – Ibid., 1930b, Bd. 3, H. 3, S. 71–76.
Umnov N. Saxetophilus, eine neue Orthopterengattung aus Mittel-Asien. – Wien. Entomol. Ztg., 1930c, Bd. 47, H. 3, S. 158–14.
Umnov N. Eine Übersicht der Fauna der Heuschrecken (Acridoidea) des Alai-Tales. – Entomol. Nachrichtenbl., 1931a, Bd. 5, H. 1, S. 12–17.
Umnov N. Neue mittelasiatische Arten der Gattung Chorthippus Fieb. (Orth. Acridodea). – Ibid., 1931b, v. 5, H. 4, S. 89–101.
Umnov N. Die Arten der Gattung Diexis Zub. (Orthoptera, Acridiodea). – Wien. Entomol. Ztg., 1931c, Bd. 47, H. 4, S. 187–204.
Umnov N. Neue Heuschrecken-Arten aus Mittel-Asien (Orthopt. Acridiodea). – Ibid., 1931d, Bd. 48, H. 3, S. 132–137.

Unger F. Der versteinerte Wald bei Cairo und andere Lager verkieselten Holzes in Ägypten. – Sitzungsber. Keiser. Akad. Wissensch. Math-Natur., 1858, Bd. 33, N 25, S. 209–233.
Uvarov B. Ueber die Orthopterenfauna Transcaspiens. – Трудьі Русск. энтомол. о-ва, 1912, т. 15, № 3, с. 1–54
Uvarov B.P. The geographical distribution oт ortnopterous insects in the Caucasus and i Western Asia. – Proc. Zool. Soc. London, 1921a, vol. 31, p. 447–472.
Uvarov B.P. Records and descriptions of the Indian Acrididae (Orthoptera). – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 9, 1921b, vol. 7, p. 480–509.
Uvarov B.P. The genus Hilethera Uv. and its species (Orthoptera, Acrididae). – Eos, 1925a, tome 1, N 1, p. 33–42.
Uvarov B.P. Notes on the Acrididae (Orthoptera) of Central Asia, with descriptions of new species races. – J. Bombay Natur. Hist. Soc., 1925b, vol. 30, p. 259–272.
Uvarov B.P. Some new alpine grasshopers of the genus Conophyma Zub. from Central Asia. – Ibid., 1925c, v. 30, p. 551–560.
Uvarov B.P. Orthoptera palaearctica critica. II. Genus Tropidopola St. (Acrididae). – Eos, 1926a, tomo 2, N 1/2, p. 149–177.
Uvarov B.P. New or less known Acrididae from Central Asia. – Eos, 1926b, tomo 4, p. 321–359.
Uvarov B.P. A preliminary key to the Central-Asiatic species of the genus Tmethis Fieb. (Orthoptera, Acrididae) from Central Asia. – Konowia, 1926c, Bd. 5, S. 179–186.
Uvarov B.P. Some Orthoptera тrom Central Asia. – Русск. энтомол. обозр., 1926d, T. 20, c. 161–164.
Uvarov B.P. Metrioptera alexandra, sp. n., from Central Asia. – Ibid., 1927, T. 21, N 1–2, c. 6–7.
Uvarov B.P. Notes on Aiolopus tergestinus (Charp.) and its allies (Orthoptera, Acrididae). – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 10, 1928a, vol. 2, p. 374–378.
Uvarov B.P. Orthoptera palaearctica critica. VI. Genus Bergiola Stschelk. (Tettig.). – Eos, 1928b, tomo 4, N 2, p. 243–251.
Uvarov B.P. Orthoptera of the mountains of palaearctic region. – Mem. Soc. Biogeogr., 1928c, vol. 2, p. 135–141.
Uvarov B.P. Composition and origin of the palaearctic fauna of Orthoptera. – Proc. X. Intern. Congr. Zool. Budapest, 1927, Sect. 8, 1929, p. 1516–1524.
Uvarov B.P. Orthoptera. Tettigoniidae. – In: Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nord-westlichen Provinzen Chinas, unter Leitung von Dr. Sven Hedin und Prod. Su Ping-chang. – Ark. zool., 1933, vol. 26A, N 1, p. 1–8.
Uvarov B.P. Studies in the Orthoptera of Turkey, Iran and Syria. – Eos, 1934, tomo 10, N 1/2, p. 21–119.
Uvarov B.P. A representative of an oiu World subfamily of Acrididae in South-Western North America. – Pan-Pacific Entomol., 1937, vol. 13, N 3, p. 97–100.
Uvarov B.P. Ecological and biogeographical relations of Eremian Acrididae. – Mem. Soc. biogeogr., 1938, vol. 6, p. 231–273.
Uvarov B.P. New and less-known palaearctic Tettigoniidae (Orthoptera). – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. II, 1939, vol. 4, p. 132–138.
Uvarov B.P. New and less known southern palaearctis Orthoptera. – Trans. Amer. Entomol. Soc. (1941), 1942, vol. 67, N 4, p. 303–361.
Uvarov B.P. A revision of the genera Sphodromerus, Metromerus and Sphodronotus (Orthoptera, Acrididae). – Proc. Linnean Soc. London, Sess, 1954, 1941–1942, 1943a, vol. 154, pt 2, p. 69–85.
Uvarov B.P. The tribe Thrinchini of the subfamily Pamphaginae, and the interrelations of the acridid subfamilies (Orthoptera). – Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1943b, vol. 93, p. 1–72.
Uvarov B.P Grasshoppers and locusts: a handbook of general acridology. L.: Cambridge Univ. Press, 1977, vol. 2.
Vickery V.R. Distribution and variation in North American Chorthippus (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). – Ann. Soc. Entomol., 1967, vo. 12, N 2, p. 100–132.
Vickery V.R., Kevan D.K.Mc.E. Records of the orthopteroid insects in Ontario. – Proc. Entomol. Soc. Ontario, 1966, vol. 97, p. 13–68.
Vickery V.R., Johnstone D.E. Generic Status of some Nemobiinae (Orthoptera: Gryllidae) in Northern America. – Ann. Entomol. Soc. Amer., 1970, vol. 63, N 6, p. 1740–1749.
Vickery V.R., Johnstone D.E. The Nemobiinae (Orthoptera: Gryllidae) of Canada. – Canad. Entomol., 1973, vol. 105, N 5, p. 623–645.
Wegener A. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 3. Aufl. Braunschweig, 1922 (Русский перевод: *Вегенер А.* Происхождение континентов и океанов. М.-Л., 1925).

Weissman D.B., Rentz D.C.F. Feral house crickets Acheta domesticus (L.) (Orthoptera: Gryllidae) in southern Calif. – Entomol. News, 1977, v. 88, N 9/10, p. 246–248.
Zeuner F.E. Die Insektanfauna des Böttinger Marmors: Eine sistematische und paläobi logische Studie. – Fortschr. geol. Palaeontol. Berlin, 1931, Bd. 9 (28), S. 247–406.
Zeuner F.E. Die Orthopteren aus der diluvialen Nashornschicht von Starunia (polnische Karpathen). – Starunia, 1934, N 3, S. 1–17.
Zeuner F.E. The recent and fossil Prophalangopsidae. – Stylops, 1935, vol. 4, N 5, p. 102–108.
Zeuner F.E. Descriptions of new genera and species of fossil Saltatoria (Orthoptera). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London, (B), 1937, vol. 6, pt 8, p. 154–159.
Zeuner F.E. Fossil Orthoptera Ensifera. London: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1939, p. 1–321.
Zeuner F.E. The classification of the Decticinae hitherto included in Platycleis Fieb. of Metrioptera Wesm. (Orthoptera, Saltatoria). – Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1941a, vol. 91, pt 1, p. 1–50.
Zeuner F.E. The fossil Acrididae (Orth. Salt.). Part I. Catantopinae. – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 11, 1941b, vol. 8, p. 510–522.
Zeuner F.E. The Fossil Acrididae (Orth. Salt.). Part II. Oedipodinae. – Ibid., 1942a, vol. 9, p. 128–134.
Zeuner F.E. The fossil Acrididae (Orth. Salt.). Pt III. – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 11, 1942b, vol. 9, p. 304–314.
Zeuner F.E. The Locustopsuidae and the phylogeny of the Acridodea (Orthoptera). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London, (B), 1942c, vol. 11, pt 1, p. 1–19.
Zeuner F.E. The fossil Acrididae (Orth. Salt.). Part IV. Acrididae incertae sedie and Addendum to Catantopinae. – Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 11, 1944, vol. 11, p. 359–383.
Zubovsky N. Zur Acridiodea – Fauna Transcaspiens. – Труды Русск. энтомол. о-ва, 1896, т. 30, с. 184–191.
Zubovsky N. Zur Acridiodea – Fauna des asiatischen Russlands. – Ежег. Зоол. муз. АН, 1898, т. 3, с. 68–110.
Zubovsky N. Ueber einige neue turkestanische Acridiodeen. – Труды Русск. энтомол. о-ва, 1899, тт, 32, с. 581–600.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РОДОВ И ВИДОВ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Acheta Fabr. 21, 74, 86
A. domesticus (L.) 21, 95
A. turcomana Gor. 21, 95
Acrida L. 28, 32, 33, 74, 75, 83, 87, 120
A. bicolor Thnb. 97
A. caucasica Dirsh. 83
A. exaltata (Walk.) 83
A. oxycephala (Pall.) 32, 83, 95, 97
Acrotylus Fieb. 28, 36, 74, 87, 102
A. insubricus (Walk.) 36, 97
A. insubricus inficitus (Walk.) 97
A. patruelis (H.-Schaf.) 97
Adromita Uv. 32
Aerochoreutes Rehn 47
Aeropedellus Heb. 64, 71, 97
Ae. arcticus Heb. 61
Ae. variegatus (F.-W.) 64
Ae. volgensis (Predt.) 64, 89
Aiolopus Fieb. 28, 34, 43, 75, 87, 102, 120
A. oxianus Uv. 34, 95
A. simulatrix (Walk.) 35, 95
A. strepens (Latr.) 95, 97
A. thalassinus (Fabr.) 16, 34, 35, 65, 95, 97
A. thalassinus dubius Willemsa 35
A. thalassinus rodericensis (Butl.) 35
A. thalassinus tamulus (Fabr.) 35
Allonemobius Heb. 117
Alticolana Zeun. 13, 51, 52, 55, 66, 68, 101
A. alticola (Tarb.) 52
A. atroflava (B.-Bien.) 52
Ammoxenulus B.-Bien. 49, 69, 86, 90, 122
A. desertus B.-Bien. 49, 91
A. pavlovskii B.-Bien. 49, 91
Amphitornus Mc Neill 40
Anacridium Uv. 28, 30, 31, 32, 74, 75, 87, 120
A. aegyptium (L.) 31, 32, 95, 97
A. burri Dirsh 31
A. deschauenseei Rehn 31
A. eximium (Sjöstedt) 31
A. flavescens (Fabr.) 31
A. illustrissimum (Karsch) 31
A. incisum Rehn 31
A. moestum (Serv.) 31
A. melanorhodon arabafrum Dirsh 31
A. melanorhodon melanorhodon (Walk.) 31
A. rehni Dirsh 31
A. rubrispinum B.-Bien. 31
A. vernerellum (Karny) 31
Angaracris B.-Bien. 47
Archaeomastax Sharov 115
A. jurassicus Sharov 56
Arcyptera Serv. 41, 71, 74
Asiotmethis Uv. 36, 37, 38, 66, 68, 69, 86, 89
A. heptapotamicus (Zub.) 38, 89, 99, 111
A. limbatus (Charp.) 38
A. muricatus (Pall.) 38, 89
A. similis B.-Bien. 38, 89
A. turritus (F.-W.) 38
Atrichotmethis Uv. 53, 56, 68, 69, 86
A. semenovi (Zub.) 56, 92, 93
Azarea Uv. 40
Bergiola Stshelk. 8, 13, 53, 55, 68, 86, 100 101, 102
B. balchashica Stshelk. 85
B. persica Uv. 55
B. popovi B.-Bien. 85
Bicolorana Zeun. 63, 71, 101
B. bicolor (Phil.) 63
B. burri Uv. 64
B. kuntzeni Rme 64
Bienkoa Mistsh. 53, 56, 57, 60, 61, 67, 68, 69, 101
B. fedtshenkoi (Zub.) 110, 112
B. fedtshenkoi accola Mistsh. 110
B. fedtshenkoi ornata Mistsh. 59, 110
Blattogryllus karatavicus Rasn. 117
Bolivarella Sauss. 52
Brachycrotaphus Fieb. 40
Brunnerella Sauss. 51, 52, 74, 102
B. mirabilis Sauss. 111
Bryodema Fieb. 13, 47, 70, 71, 75, 102
B. croatica Pongr. 47, 75
B. gebleri (F.-W.) 47
B. heptaporamicum B.-Bien. 47
B. semenovi Ikonn. 47
Bufonacridella Ad. 8, 49, 51, 68, 87, 90, 91, 122
B. sumakovi Ad. 50, 51, 91

Calliptamus Serv. 12, 36, 38, 40, 76, 87, 101, 123
C. barbarus (Costa) 38, 39, 85, 108, 109
C. barbarus nanus Mistsh. 109
C. coelesyriensis (G.-T.) 38, 88, 109
C. coelesyriensis hissaricus Mistsh. 109
C. coelesyriensis intricatus Mistsh. 109
C. italicus (L.) 12, 38, 39, 95, 97, 109
C. italicus reductus Rme 109
C. truranicus Tarb. 12, 38, 39, 92, 93
C. wattenwylianus (Pant.) 40
Calopterusa Uv. 51, 77, 101, 104
C. pamirica Stol. 51
C. werneri (Ad.) 51
Caucasippus Uv. 71
Celes Sauss. 36, 43, 44, 71, 102
C. variabilis (Pall.) 44, 105
Ceraeocercus Uv. 53, 68, 101, 104
C. fuscipennis Uv. 53, 108
C. fuscipennis hindukushanus Rme 55
Chloeaetis Harr. 61
Chorthippus Fieb. 51, 64, 71, 73, 74, 75, 87, 102, 104, 106, 107, 109
Ch. albomarginatus karelini (Uv.) 95
Ch. angulatus Tarb. 95
Ch. antennalis Um. 107
Ch. apricarius (L.) 109
Ch. apricarius asiaticus Mistsh. 109
Ch. biguttulus (L.) 83, 85, 108, 109
Ch. biguttulus meridionalis Mistsh. 85, 97
Ch. biguttulus pamiricus Mistsh. 109
Ch. brunneus (Thnb.) 97
Ch. bucharicus B.-Bien. 107

19-2

Ch. cavilosus Mistsh. 111
Ch. curtipennis (Harris) 65
Ch. darvazicus Mistsh. 107
Ch. dichrous (Ev.) 95, 97
Ch. jachontovi Mistsh. 103
Ch. karatavicus B.-Bien. 105
Ch. ketmenicus B.-Bien. 103
Ch. loratus (F.-W.) 97
Ch. luminosus Mistsh. 91
Ch. macrocerus (F.-W.) 109
Ch. oreophulus B.-Bien. 103
Ch. parallelus (Zett.) 109
Ch. plotnikovi Um. 111
Ch. saxatilis B.-Bien. 103
Ch. vicinus Mistsh. 111
Chrotogonus Serv. 28, 29, 30, 74, 75, 87, 120
Ch. turanicus Kuthy 29, 84, 95
Chrysochraon Fisch. 61, 71, 102
Ch. dispar (Germ.) 61
Circotettix Scudd. 47
Clinomastax B.-Bien. 53, 55, 68, 69, 101, 104
Clonia Stål 36
Compsorhipis Sauss. 47
Conocephalus Thnb. 21, 78, 86
C. discolor Thnb. 21, 95
C. buxtoni Chop. 21, 95
Conophyma Zub. 8, 53, 57, 60, 61, 66, 68, 69, 87, 101, 103, 104, 106, 107, 125
C. alajense Mistsh. 103
C. almasyi (Kuthy) 8, 59, 106, 111
C. armatum Mistsh. 107
C. bogojavlenskii Tarb. 57
C. boldyrevi B.-Bien. 111
C. darvazicum Mistsh. 107
C. dirshi B.-Bien. 107, 111
C. dirshi procerum Mistsh. 69
C. ikonnikovi Uv. 57, 60
C. jacobsoni Uv. 107, 111
C. maracandicum Mistsh. 110, 111
C. maracandicum sordidum Mistsh. 110
C. mirabile Mistsh. 107, 110, 111
C. mirabile coruscum Mistsh. 110
C. miramae Uv. 58, 111
C. plotnikovi Uv. 111
C. pylnovi Uv. 57, 107, 111
C. saxatile Mistsh. 103
C. semenovi Zub. 57, 106, 111
C. sokolovi Zub. 57, 58, 59, 69, 111
C. sokolovi decorum Mistsh. 59
C. umnovi B.-Bien. 111
C. uvarovi Sem. 111
Cophaphonus Tarb. 13, 49, 68, 86, 122
C. privatus Mistsh. 49, 89
C. riparius Mistsh. 49, 89
C. tshirkunae Mistsh. 49
C. zimini Tarb. 49, 91
Conozoa Sauss. 44
Cophotylus Krauss 28, 36, 77, 102
Cultrinotus I. Bol. 52

Daemonea Sauss. 24
Damalacantha B.-Bien. 47, 86
D. immaculata B.-Bien. 47
D. vacca (F.-W.) 47, 80, 85, 99
D. vacca sinica B.-Bien. 47, 99
Dasyhippus Uv. 71
Decticus Serv. 36, 63, 76, 86, 101
D. albifrons (Fabr.) 63
D. aprufianus Capra 63
D. londoni Rme 63
D. japonicus Bol. 63
D. nigrescens Tarb. 63
D. verrucivorus (L.) 63
Dericorys Serv. 36, 38, 76, 87
D. albidula Serv. 16, 38, 91
D. annulata roseipennis (Redt.) 91
D. tibialis (Pall.) 88, 89
Diexis Zub. 8, 13, 49, 51, 68, 87, 90, 91, 122
D. bellus Mistsh. 91
D. bucharicus Mistsh. 91
D. chivensis Um. 91
D. ferghanensis Um. 85
D. gussakovskii Mir. 51, 91
D. uvarovi Tarb. 91
D. varentzovi Zub. 50, 51, 91, 99
Dinaria Popov 57, 67
D. mirzayani Popov 67
D. subaptera (D.-Bien.) 67
Dociostaurus Fieb. 14, 36, 41, 42, 51, 61, 76, 77, 87, 89, 93, 102, 123
D. brevicollis (Ev.) 42, 105
D. kraussi (Ingen.) 16, 42, 85, 91, 109
D. kraussi nigrogeniculatus Tarb. 42
D. kraussi ornatus Mistsh. 109
D. maroccanus (Thnb.) 42, 92, 93
D. plotnikovi Uv. 42, 85
D. tartarus (Stshelk.) 42
Drymadusa Stein 53
Drymadusella Rme 51, 77, 101
D. afghana Rme 51
D. hissarica (Mistsh.) 51
D. nativa Stol. 57
D. paghmana B.-Bien. 51
Duroniella I. Bol. 36, 41, 76, 87, 123
D. brachyptera Um. 41, 95
D. gracilis Uv. 41, 95
D. kalmyka (Ad.) 95
D. sogdiana Mistsh. 41, 95
D. turcomana Mistsh. 95

Ectobius Steph. 120
Egnatioides Voss. 36, 40, 42, 77, 87
E. desertus Uv. 40, 85, 99
Egnatius Stål 36, 40, 42, 77, 87
Epacromius Uv. 36, 43, 74, 87, 102
E. coerulipes (Iv.) 43
E. pulverulentus F.-W. (-E. coerulipes Ivan.) 43, 89
E. tergestinus (Charp.) 82, 89, 95
Eremippus Uv. 36, 42, 51, 66, 68, 87, 89, 102
E. betpakdalensis Scopin 89
E. bey-bienkoi Mistsh. 91
E. carinatus Mistsh. 91
E. comatus Mistsh. 89
E. foveolatus Mistsh. 89
E. miramae Tarb. 88
E. persicus Uv. 85
E. pusillus B.-Bien. 85
Eremogryllodes Chop. 36, 37, 76, 77, 86
E. semenovi (Mir.) 37, 92, 93
E. vlasovi (Mir.) 37, 91
Ergatettix Kirby 28, 29, 78, 86, 95, 97
E. dorsiferus (Walk.) 29

Euchorthippus Tarb. 36, 42, 43, 71, 74, 75, 87, 102
E. albolineatus (Lucas) 42, 43
E. angustulus Rme 42, 43
E. arabicus Uv. 43
E. chenbaensis Tu Chin and Tse Ming 43
E. chopardi Desc. 43
E. declivus (Bris) 43
E. madeirae Uv. 42, 43
E. pulvinatus (F.-W.) 42, 43, 105
E. sardous Nad. 42, 43
E. transcaucasicus Tarb. 42, 43
E. unicolor (Ikonn.) 43
E. weichowensis Chang 43
Eudecticus maculatus Pongr. 63
Eugryllodes Chop. 21, 22, 63, 76, 86, 89
E. bolivari (Uv.) 21, 95
E. kerkennensis (Finot) 21
E. odicus (Uv.) 21, 89, 99
E. odicus abditus Gor. 21
Eumetrioptera Mir. 13, 53, 55, 68, 100, 101, 102
E. pavlovskii Mir. 57
Euthystira Fieb. 61, 71, 102
Eyprepocnemis Fieb. 28, 32, 74, 87, 95
E. plorans (Charp) 32, 65, 81
E. plorans ibandana (Giglio-Tos) 81
E. plorans meridionalis Uv. 81
E. plorans ornatipes (Walk.) 81
E. unicolor Tarb. 32

Ferganusa Uv. 53, 55, 68, 100, 101
F. hemiptera Uv. 55

Gampsocleis Fieb. 63, 71, 86, 101
G. glabra (Hbst.) 63, 105
G. shelkovnikovae Ad. 63
Gastrimargus Sauss. 36
Gelastorhinus Br.—W. 34
Glyphonotus Redt. 13, 53, 68, 86, 101, 104
G. thoracicus (F.—W.) 53
G. thoracicus semenovi Mir. 53
G. uvarovi Mir. 53
Gomphocerus Thnb. 53, 61, 63, 71, 102
G. sibiricus (L.) 62, 63, 74, 105, 109
G. sibiricus armeniacus (Uv.) 62
G. sibiricus caucasicus Mistsh. 62
G. sibiricus tibetanus (Uv.) 62
G. sibiricus transcaucasicus Mistsh. 62, 63
G. sibiricus turcicus Mistsh. 62
G. sibiricus turkestanicus Mistsh. 62, 109
Gomphomastax Br.-W. 55, 68, 69, 101, 104
G. antennata Br.-W. 55
G. carinata Shum. 55
G. clavata (Ostr.) 111
G. clavata plotnikovi C. Bol. 69
G. disparalis C. Bol. 55
G. gussakovskii (Mistsh.) 58
G. juniperi B.-Bien. 103
Gonista I.Bol. 28, 34, 78, 80, 87, 97
G. rotundata Uv. 34
G. sagitta (Uv.) 34, 80, 95,
Grylliscus Tarb. 13, 50, 68, 86
G. gussakovskii Tarb. 49, 50, 95
Gryllodinus Bol. 21
Gryllomorpha Fieb 45, 76, 77, 86
G. dalmatina Oesk. 45
G. miramae Medv. 45, 92
Gryllopsis Chop. 28, 74, 86
G. terrestris (Sauss.) 28, 95
Gryllotalpa Latr. 28, 78, 86, 95
Gryllus L. 21, 78, 86, 101
G. bimaculatus De Geer 21, 96, 108
G. campestris L. 96
G. tartarus Sauss. 37

Helioscirtus Sauss. 45, 46, 76, 87
H. moseri Sauss. 46, 88
Heliostus Sauss. 24
Hemiclonia Kirby 36
Hemisaga Sauss. 36
Heteracris Walk. 40, 45, 74, 87, 95
H. littoralis (Ramb.) 89
H. teodori delicatus (Mistsh.) 89
Hilethera Uv. 28, 34, 74, 87
H. turanica Uv. 34, 35, 95
Homorocoryphus Karny 21, 78, 86
H. nitidulus (Scop.) 21, 95
H. nitidulus wicinus (Walk.) 21
Hyalorrhipis Sauss. 36, 44, 76, 77, 79, 87, 90, 91, 123
H. clausi (Kitt.) 44, 91
H. turcmena Uv. 44, 91

Iranella Uv. 47, 48, 77, 87
I. eremiophila Uv. 48, 85
I. turcmena B.-Bien. 48, 89
Iraniola B.-Bien. 48
Iraniolia B.-Bien. 48
Iranusa Uv. 51, 52, 77
I. bampura Uv. 52
I. khorosana Uv. 52

Kazakia B.-Bien. 49, 51, 76, 87
K. tarbinskii B.-Bien. 51, 88, 89

Lactista Sauss. 46
Leptopternis Sauss. 36, 44, 76, 77, 79, 87, 90, 91, 123
L. gracilis (Ev.) 44, 91
L. iliensis Uv. 44, 91
Leuronotina Heb. 46
Lezina Walk. 47
Lithoxenus B.-Bien. 53, 54, 55, 68, 100, 101, 102
L. grandis (Tarb.) 54, 55
L. heptapotamicus (Pyln.) 54, 55
L. miramae (Velt.) 54, 55
L. nigrofasciatus Pravd. 54, 55
Locusta L. 28, 35, 74, 87, 102
L. migratoria L. 35, 95, 97
Locustana Uv. 36

Magrettia Br.W. 47, 77 86
M. mutica Br.-W. 47, 48, 92
Medecticus Uv. 36, 76, 101
M. assimilis (Fieb.) 36
M. goliaph Uv. 37
Melanogryllus Chop. 28, 78, 86, 101
M. desertus (Pall.) 28, 95, 96, 108
Melanotmethis Uv. 38, 53, 56, 68, 69, 86, 100
M. fuscipennis (Redt.) 56, 58, 88, 111

M. fuscipennis unicolor (Uv.) 56
Mesasippus Tarb. 49, 51, 71, 87, 91,
M. ammophilus B.-Bien. 91
M. barsukiensis Mistsh. 91
M. kozhevnikovi (Tarb.) 99
M. scitus Mistsh. 91
Metrioptera Wesm. 13, 63, 71, 101
M. (?) crassipes B.-Bien. 63
Miosaga Sauss. 36
Mioscirtus Sauss. 36, 44, 78, 87
M. wagneri (Kitt.) 44, 89, 99
Mizonocara Uv. 13, 53, 61, 76, 102
Modicogryllus Chop. 28, 37, 78, 86, 101
M. bucharicus B.-Bien. 28, 95, 99
M. burdigalensis (Latr.) 28, 95, 96, 99
M. chivensis (Tarb.) 28
M. frontalis (Fieb.) 28, 37, 95, 96, 108
M. pallipalpis (Tarb.) 28
M. truncatus Tarb. 28, 95
Montana Zeum. 63, 76, 86, 101
M. eversmanni (Kitt.) 63
M. tianshanica (Uv.) 63, 103, 105
Myrmecophilus Berth. 21, 22, 78, 86, 101
M. oculatus Mir. 22
Myrmeleotettix I. Bol. 63, 64, 71, 102
M. pallidus (Br.-W.) 64

Neotridactylus Gūnth. 29, 117
Notostaurus B.-Bien. 36, 42, 61, 76, 87, 92, 93, 102, 123
N. albicornis (Ev.) 42, 85, 91, 108, 109
N. albicornis rubripes Mistsh. 109
N. popovi Mir. 42

Ochrilidia Stāl 36, 40, 41, 74, 87, 101
O. hebetata (Uv.) 91, 99
O. mistshenkoi (B.-Bien.) 40
O. turanica (B.-Bien.) 40, 91
Oecanthus Serv. 21, 22, 78, 86, 101
Oe. turanicus (Uv.) 22, 95
Oedaleus Fieb. 28, 35, 36, 74, 87, 93, 102
Oe. decorus (Germ.) 35, 92
Oe. senegalensis (Krauss.) 35, 92
Oedipoda Latr. 45, 46, 78, 87, 88, 102
Oe. coerulescens (L.) 97, 105
Oe. fedtshenkoi Sauss. 88, 111
Oe. himalayany Uv. 84, 106
Oe. juxartensis Uv. 89
Oe. mi iata (Pall.) 88, 97, 108, 109
Oe. miniata atripes B.-Bien. 97
Omocestus I. Bol. 63, 64, 71, 73, 74, 87, 102
O. heymonsi (Rme) 95, 97
O. petraeus (Bris) 105
O. ventralis (Zett.) 97, 105
O. viridulus (L.) 74, 105
Orthacanthacris Karsh. 32
Oxya Serv. 28, 30, 31, 78, 80, 87, 97, 101
O. fuscovittata (Marsch.) 30, 31, 80, 95

Pagopedium Karsh. 52
Paraconophyma Uv. 57, 60, 67, 125
Paradrymadusa Herm 46, 51, 53, 86, 122
P. bucharica Pravd. 46, 80, 122
P. galitzi i Ret. 46
P. sordida Herm. 46
Parapleurus Fisch. 63, 64, 71, 87
P. alliaceus (Germ.) 64
P. alliaceus turanicus Tarb. 64, 95
Pararcyptera Tarb. 36, 41, 71, 74, 102
P. microptera (F.-W.) 41, 105, 109
P. microptera turanica (Uv.) 109
Paratettix I.Bol. 21, 22, 74, 75, 86, 95
P. meridionalis (Ramb.) 22
Peringuella Sauss. 36
Pezohippus B.-Bien. 13, 49, 51, 71, 87
P. callosus (Uv.) 51, 89
Pezotmethis Uv. 9, 38, 53, 56, 68, 69, 86, 100, 101, 111
P. ferghanensis (Uv.) 88
P. karatavicus (Uv.) 110, 111
P. karatavicus pylnovi (B.-Bien) 110
P. nigrescens (Pyln.) 9, 88, 110, 111
P. nigrescens crassus (Uv.) 110
P. nigrescens desertus B.-Bien. 110
P. nigrescens hemipterus B.-Bien. 110
P. nigrescens subulatus B.-Bien. 110
P. tartarus (Sauss) 58, 111
Phaneroptera Serv. 28, 74, 86, 101
Ph. bivittata B.-Bien. 85
Ph. spinosa B.-Bien. 96
Ph. quadripunctata Br.-W. 96
Phyllodromica Fieb. 120
Phytodrymydusa Rme 51, 77
Ph. longipes (Br.-W.) 51
Phytomastax B.-Bien. 53, 55, 68, 69, 100, 101, 102
Ph. bolivari (Uv.) 55
Platycleis Fieb. 13, 36, 37, 45, 55, 76, 86, 101, 123
P. affinis Fieb. 37
P. alexandra (Uv.) 37
P. escalerai I. Bol. 37
P. fatima Uv. 37, 105, 108
P. grisea (Fabr.) 37
P. intermedia (Serv.) 37, 85, 108
P. meridiana Stol. 37
P. pamirica (Rme) 37
P. sogdiana Mistsh. 37
Platypternodes I. Bol. 40
Plotnikovia Um. 11, 53, 58, 60, 61, 67, 68, 101, 106
P. lanigera Um. 60, 61
Podisma Berth. 74
Poecilimon Fisch. 45, 76, 101
P. intermedius (Fieb.) 45
P. stshelkanovtzevi Tarb. 45
Proecanthus Sharov 115
Proschisticerca oligocaenica Zeun. 23
Protogryllus Handl. 21
Pseudoceles I. Bol. 36, 44, 77, 102
P. persa (Sauss.) 44
Pseudotettigonia amoena (Henriksen) 63
Psophus stridulus L. 9
Pteronemobius Jac. 28, 78, 86, 101, 117
P. heydeni (Fisch.) 95, 96
Ptetica Sauss. 49, 51, 68, 87, 90
P. cristulata Sauss. 51, 91
Pyrgodera F.-W. 36, 43, 78, 87, 102
P. armata F.-W. 43
Pyrgomorpha Serv. 28, 29, 74, 87
P. conica deserti B.-Bien. 29, 75

Rhadinacris Uv. 32
Ramburiella I. Bol. 36, 41, 71, 73, 74, 87, 102
R. bolivari (Kuthy) 41
R. foveolata Tarb. 41, 92
R. hispanica (Ramb.) 41
R. turcomana (F.-W.) 41
Roeseliana Zeun. 63, 64, 71, 101
R. fedtschenkoi (Sauss.) 64, 105
R. roeseli (Hag.) 64
R. pylnovi (Uv.) 64

Saga Charp. 36, 78, 101, 105
S. pedo (Pall.) 36, 109
Saxetania Mistsh. 51, 52, 77, 87, 101
S. cultricollis (Sauss.) 52, 88, 111
Saxetophilus Um. 53, 61, 71, 75, 102
S. chinghaiensis Cheng Tse–ming, Hang Rong–Kuan 61
S. petulans Um. 103
Schistocerca Stål 21, 22, 23, 78
S. americana (Drury) 22, 23
S. gregaria (Forsk.) 22, 23
S. gregaria flaviventris (Burm.) 22
Semenoviana Zeun. 13, 53, 55, 68, 86, 101
S. (?) afgana Rme 55
S. plotnikovi (Uv.) 16, 56
S. tamerlana Sauss. 55
Sphingoderus B.-Bien. 13, 24, 36, 44, 78, 79, 87
Sph. carinatus (Sauss.) 44
Sphingonotus Fieb. 11, 13, 21, 24, 25, 26, 27, 36, 44, 46, 78, 79, 87, 88, 89, 102, 123
Sph. bey-bienkoi Mistsh. 85
Sph. caerulans (L.) 97
Sph. elegans Mistsh. 11
Sph. erythropterus Sjöst. 26
Sph. eurasisus Mistsh. 26, 99
Sph. halocnemi Uv. 88, 89
Sph. halophilus B.-Bien. 24, 89
Sph. kirgisicus Mistsh. 24
Sph. lucidus Mistsh. 106
Sph. maculatus Uv. 24, 88, 97, 108, 109
Sph. miramae Mistsh. 11
Sph. nebulosus (F.-W.) 26, 88, 109
Sph. nebulosus discolor Uv. 110
Sph. nebulosus violascens Uv. 109
Sph. nigripennis (Serv.) 24
Sph. obscuratus (Walk.) 109
Sph. obscuratus apicalis Sauss. 85
Sph. octofasciatus (Serv.) 88
Sph. pamiricus Rme 24, 106, 111
Sph. rubescens (Walk.) 88, 108
Sph. salinus (Pall.) 26, 88, 89
Sph. satrapes Sauss. 88, 108
Sph. savignyi Sauss. 24, 85
Sph. scabriculus (Stål) 24
Sph. zebra Mistsh. 24, 110, 111
Sph. zebra flavipes B.-Bien. 110
Sphodromerus Stål 45, 74
Sph. luteipes Uv. 45
Squamiana Zeun. 13, 53, 55, 68, 100, 101
S. (?) kurmana Rme 55
S. squamiptera (Uv.) 55, 56
Stauroderus I. Bol. 61, 63, 71, 75, 102
S. scalaris (F.-W.) 63
Stenobothrus Fisch. 36, 42, 71, 73, 74, 75, 102, 105
S. cobresianus B.-Bien. 42
S. femoralis (Heer.) 75
S. kirgizorum Ikonn. 42, 103
S. tadzhicus Mistsh. 42, 105
Stolliana I. Bol. 52
Stumiger Zub. 49, 50, 68, 69, 86, 90, 91, 122
S. desertorum Zub. 50, 91, 99
S. desertorum persa Uv. 50

Tadzhikia Mistsh. 53, 55, 68, 101, 104
T. pavlovskii Mistsh. 108
Tarbinskia Mistsh. 51, 52, 66, 68, 101, 104
T. kittari (Tarb.) 52
Tartarogryllus Tarb. 28, 36, 37, 80, 86, 101
T. tartarus (Sauss.) 95, 99, 108
T. tartarus obscurior (Uv.) 37
T. turanicus (B.-Bien.) 37
Terpandrus Stål 36
Tesselana Zeun. 45, 76, 86, 101
T. vittata (Charp.) 45
Tetrix Latr. 21, 22, 74, 75, 86, 95
T. bolivari Saulcy 97
T. ceperoi balcanicus Karam. 96
T. depressa Bris. 97
T. subulata (L.) 22, 96
T. tartara (I. Bol.) 22, 29
Tettigonia L. 63, 71, 86, 95, 101
T. caudata (Charp.) 63
T. viridissima L. 63
Thalponema Sauss. 63
Thisoicetrinus Uv. 36, 40, 74, 87, 95
Th. pterostichus (F.-W.) 40
Thrinchus F.-W. 49, 50, 68, 69, 86, 89, 91, 122
Th. aralensis B.-Bien. 91
Th. arenosus B.-Bien. 91, 99
Th. campanulatus F.-W. 85, 99
Th. desertus B.-Bien. 91
Th. schrenkii F.-W. 85
Th. turcmenus B.-Bien. 89
Thyridota Uv. 40
Trachyrhachis Scudd. 53
Tridactylus Oliv. 28, 53, 78, 86, 117
T. savignyi (Guer.) 95
T. tartarus Sauss. 89
T. variegatus (Latr.) 95, 96
Tropidolophus Thom. 43
Tropidopola Stål 28, 30, 74, 75, 87
T. longicornis (Fieb.) 97
T. turanica Uv. 30, 95, 97, 99
Truxalis Fabr. 28, 32, 33, 74, 75, 83, 87, 120
T. eximia Eich. 32, 34, 83, 95
T. johnstoni Dirsh. 83
T. nasuta (L.) 83
T. philbyi Dirsh 83
Turanogryllus Tarb. 22, 28, 78, 86
T. lateralis (Fieb.) 28, 95
Tylopsis Fieb. 45, 74, 86
T. lilifolia (Fabr.) 45

Uvaroviola B.-Bien. 47
Uvarovium Dirsh. 13, 47, 77, 87, 90
U. desertum Dirsh. 47, 48, 91

Zichia I. Bol. 47

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ . 3

Глава I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ. . . 6
Систематико-фаунистический период ортоптерологических исследований в Средней Азии. 6
Эколого-географический период ортоптерологических исследований в Средней Азии. 14

Глава II. ИСТОЧНИКИ И ПУТИ ВЕРОЯТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ФАУНЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ 18
Классификация ареалов родов . . 18
I группа. Плюрирегиональные роды, распространенные в обоих полушариях. . 21
II группа. Плюрирегиональные роды Восточного полушария. 28
III группа. Древнесредиземноморские роды. 36
IV группа. Средиземноморские роды . 45
V группа. Понто-каспийские роды . 46
VI группа. Центральноазиатские роды 47
VII группа. Ирано-туранские роды. 47
VIII группа. Туранские роды 49
IX группа. Ирано-среднеазиатские горные роды. 51
X группа. Среднеазиатские горные роды 53
XI группа. Бореальные палеарктические роды 61
XII группа. Транспалеарктические роды 63
XIII группа. Голарктические роды. . . 64
Таксономическая структура и источники формирования фауны прямокрылых Средней Азии 65

Глава III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН НА РАВНИНАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ 81
Принципы изучения экологических фаун. 81
Экофауна каменистой пустыни. 85
Экофауна солончаковой пустыни 88
Экофауна песчаной пустыни. 90
Экофауна эфемеровой пустыни 92
Тугайная экофауна . . . 94
Сравнительный анализ экологических фаун Туранской низменности . . 96
Современный формообразовательный процесс у прямокрылых в Туранской низменности . 98

Глава IV. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАУН В ГОРАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ. 100
Экофауна горной каменистой пустыни. 100
Экофауна горных полусаванн. . . 103
Экофауна горных субаридных степей. 104
Экофауна высокогорных лугов . . . 106
Сравнительный анализ экологических фаун гор Средней Азии 107
Современный эволюционный процесс в горах средней Азии . 108

Заключение 113
Литература . . 130
Алфавитный указатель латинских названий родов и видов прямокрылых насекомых 151